

**UNTERSUCHUNGEN ZUM PROTEIN- UND ENERGIE-
ERHALTUNGSBEDARF DER REGENBOGENFORELLE
(SALMO GAIRDNERI RICHARDSON):
SCHÄTZUNG DER HUNGERVERLUSTE**

Franz Beck

Disbui. München

1987



Aus dem Institut für Physiologie, Physiologische Chemie
und Ernährungsphysiologie
der Tierärztlichen Fakultät der Universität München

Geschäftsführender Vorstand: Prof. Dr. H. Zucker

Angefertigt unter Leitung von:
Prof. Dr. J. Gropp

**UNTERSUCHUNGEN ZUM PROTEIN- UND ENERGIEERHALTUNGSBEDARF
DER REGENBOGENFORELLE (SALMO GAIRDNERI RICHARDSON):
SCHÄTZUNG DER HUNGERVERLUSTE**

Inaugural - Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

von
Franz Beck
aus
Ravensburg

München 1987

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät
der Universität München

Dekan: _____ Prof. Dr. H. Zucker

Referent: _____ Prof. Dr. J. Gropp

Korreferent: _____ Prof. Dr. M. Ruf

Tag der Promotion: _____ 24. Juli 1987



drucken + binden
gmbh
Schellingstraße 23
8000 München 40
☎ 089/28 44 45

1.	Vorwort	1
2.	Einleitung	2
3.	Die Bedeutung der Arbeit	3
4.	Die Aufgaben der Arbeit	4
5.	Die Organisation der Arbeit	5
6.	Die Methoden der Arbeit	6
7.	Die Ergebnisse der Arbeit	7
8.	Die Bedeutung der Arbeit	8
9.	Die Aufgaben der Arbeit	9
10.	Die Organisation der Arbeit	10
11.	Die Methoden der Arbeit	11
12.	Die Ergebnisse der Arbeit	12
13.	Die Bedeutung der Arbeit	13
14.	Die Aufgaben der Arbeit	14
15.	Die Organisation der Arbeit	15
16.	Die Methoden der Arbeit	16
17.	Die Ergebnisse der Arbeit	17
18.	Die Bedeutung der Arbeit	18
19.	Die Aufgaben der Arbeit	19
20.	Die Organisation der Arbeit	20
21.	Die Methoden der Arbeit	21
22.	Die Ergebnisse der Arbeit	22
23.	Die Bedeutung der Arbeit	23
24.	Die Aufgaben der Arbeit	24
25.	Die Organisation der Arbeit	25
26.	Die Methoden der Arbeit	26
27.	Die Ergebnisse der Arbeit	27
28.	Die Bedeutung der Arbeit	28
29.	Die Aufgaben der Arbeit	29
30.	Die Organisation der Arbeit	30
31.	Die Methoden der Arbeit	31
32.	Die Ergebnisse der Arbeit	32
33.	Die Bedeutung der Arbeit	33
34.	Die Aufgaben der Arbeit	34
35.	Die Organisation der Arbeit	35
36.	Die Methoden der Arbeit	36
37.	Die Ergebnisse der Arbeit	37
38.	Die Bedeutung der Arbeit	38
39.	Die Aufgaben der Arbeit	39
40.	Die Organisation der Arbeit	40
41.	Die Methoden der Arbeit	41
42.	Die Ergebnisse der Arbeit	42
43.	Die Bedeutung der Arbeit	43
44.	Die Aufgaben der Arbeit	44
45.	Die Organisation der Arbeit	45
46.	Die Methoden der Arbeit	46
47.	Die Ergebnisse der Arbeit	47
48.	Die Bedeutung der Arbeit	48
49.	Die Aufgaben der Arbeit	49
50.	Die Organisation der Arbeit	50
51.	Die Methoden der Arbeit	51
52.	Die Ergebnisse der Arbeit	52
53.	Die Bedeutung der Arbeit	53
54.	Die Aufgaben der Arbeit	54
55.	Die Organisation der Arbeit	55
56.	Die Methoden der Arbeit	56
57.	Die Ergebnisse der Arbeit	57
58.	Die Bedeutung der Arbeit	58
59.	Die Aufgaben der Arbeit	59
60.	Die Organisation der Arbeit	60
61.	Die Methoden der Arbeit	61
62.	Die Ergebnisse der Arbeit	62
63.	Die Bedeutung der Arbeit	63
64.	Die Aufgaben der Arbeit	64
65.	Die Organisation der Arbeit	65
66.	Die Methoden der Arbeit	66
67.	Die Ergebnisse der Arbeit	67
68.	Die Bedeutung der Arbeit	68
69.	Die Aufgaben der Arbeit	69
70.	Die Organisation der Arbeit	70
71.	Die Methoden der Arbeit	71
72.	Die Ergebnisse der Arbeit	72
73.	Die Bedeutung der Arbeit	73
74.	Die Aufgaben der Arbeit	74
75.	Die Organisation der Arbeit	75
76.	Die Methoden der Arbeit	76
77.	Die Ergebnisse der Arbeit	77
78.	Die Bedeutung der Arbeit	78
79.	Die Aufgaben der Arbeit	79
80.	Die Organisation der Arbeit	80
81.	Die Methoden der Arbeit	81
82.	Die Ergebnisse der Arbeit	82
83.	Die Bedeutung der Arbeit	83
84.	Die Aufgaben der Arbeit	84
85.	Die Organisation der Arbeit	85
86.	Die Methoden der Arbeit	86
87.	Die Ergebnisse der Arbeit	87
88.	Die Bedeutung der Arbeit	88
89.	Die Aufgaben der Arbeit	89
90.	Die Organisation der Arbeit	90
91.	Die Methoden der Arbeit	91
92.	Die Ergebnisse der Arbeit	92
93.	Die Bedeutung der Arbeit	93
94.	Die Aufgaben der Arbeit	94
95.	Die Organisation der Arbeit	95
96.	Die Methoden der Arbeit	96
97.	Die Ergebnisse der Arbeit	97
98.	Die Bedeutung der Arbeit	98
99.	Die Aufgaben der Arbeit	99
100.	Die Organisation der Arbeit	100

FÜR ANNELI

UND MEINE ELTERN



Digitized by the Internet Archive
in 2026

1.	EINLEITUNG	1
2.	LITERATURÜBERSICHT	3
2.1.	ERNÄHRUNGSPHYSIOLOGISCH BEDEUTSAME UNTERSCHIEDE ZWISCHEN KNOCHENFISCHEN UND SÄUGETIEREN	3
2.1.1.	Physiologische Unterschiede	3
2.1.2.	Stufen des Energieumsatzes	5
2.1.2.1.	Standardmetabolismus	6
2.1.2.2.	Routinemetabolismus	7
2.1.2.3.	Aktivmetabolismus	8
2.2.	ENERGIEERHALTUNGSBEDARF	8
2.2.1.	Verwertung der Nahrungsenergie	9
2.2.2.	Bestimmungsmethoden	10
2.2.2.1.	Fütterung auf Erhaltung	10
2.2.2.2.	Extrapolation der Energieaufnahme auf Nullwachstum	11
2.2.2.3.	Hungerumsatz und Hungerverluste	12
2.2.2.3.1.	Bestimmung mittels der direkten Kalorimetrie	12
2.2.2.3.2.	Bestimmung mittels der indirekten Kalorimetrie	13
2.2.2.3.3.	Zur Gültigkeit der Voraussetzungen bei der Methode der indirekten Kalorimetrie	14
2.2.2.3.4.	Bestimmung über Hungerverluste	16
2.2.3.	Faktoren, welche die Höhe des Energieerhaltungsbe- darfes beeinflussen	16
2.2.3.1.	Einfluß des Körpergewichtes	16
2.2.3.1.1.	Bestimmung des Gewichtsexponenten über den Sauer- stoffverbrauch	17
2.2.3.1.2.	Bestimmung des Gewichtsexponenten über die direkte Kalorimetrie	22
2.2.3.1.3.	Bestimmung des Gewichtsexponenten über Energiever- luste im Hunger	22
2.2.3.2.	Einfluß der Wassertemperatur	23
2.2.3.3.	Einfluß der Aktivität	27
2.2.3.4.	Einfluß des Sauerstoffgehaltes des Wassers	28
2.2.3.5.	Sonstige Faktoren	28
2.3.	PROTEINERHALTUNGSBEDARF	30
2.3.1.	Bestimmung	31
2.3.1.1.	N-Bilanz	31
2.3.1.2.	Darmverluststickstoff	32
2.3.1.3.	N-Verluste über den Hautschleim	33
2.3.1.4.	Endogene N-Ausscheidung	33
2.3.1.5.	N-Verluste im Hunger	37

2.3.2.	Faktoren, welche die Höhe des Proteinerhaltungsbedarfes beeinflussen	38
2.3.2.1.	Körpergewicht	38
2.3.2.2.	Wassertemperatur	40
2.3.2.3.	Sonstige Faktoren	41
2.4.	DER FUTTERENTZUG UND SEINE FOLGEN	42
2.4.1.	Allgemeine Auswirkungen	42
2.4.2.	Energiequellen im Hunger	45
2.4.3.	Körpersubstanzverluste im Hunger	49
3.	AUSWAHL VON LITERATURDATEN	52
3.1.	KRITERIEN ZUR AUSWAHL VON LITERATURDATEN	52
3.1.1.	Zur Bestimmung des Energieerhaltungsbedarfes	52
3.1.2.	Zur Bestimmung des Proteinerhaltungsbedarfes	53
3.1.3.	Zum Versuchsaufbau	54
3.2.	BESPRECHUNG UND AUSWAHL VON LITERATURDATEN	57
4.	EIGENE UNTERSUCHUNGEN	63
4.1.	AUSWERTUNGSMETHODEN	63
4.1.1.	Lebendmasse-, Energie- und Proteinangaben	63
4.1.2.	Statistisch-mathematische Verfahren	65
4.2.	ERGEBNISSE	70
4.2.1.	Proteinverluste im Hunger	70
4.2.2.	Energieverluste im Hunger	77
5.	DISKUSSION	85
5.1.	AUSWAHLKRITERIEN	85
5.2.	STATISTISCHE AUSWERTUNG	86
5.3.	PROTEIN- UND ENERGIEVERLUSTE IM HUNGER	90
5.4.	PROTEINERHALTUNGSBEDARF	94
5.5.	ENERGIEERHALTUNGSBEDARF	97
6.	ZUSAMMENFASSUNG	102
	SUMMARY	103
7.	LITERATURVERZEICHNIS	105
8.	ANHANG	138

1. EINLEITUNG

Im Gegensatz zur Geflügel-, Schweine- und Rinderproduktion hat die Fischproduktion in Europa erst seit kurzem Bedeutung erlangt. Der Anteil, den die Aquakultur zur Nahrungsmittelproduktion beiträgt, ist jedoch nicht gering einzuschätzen und wächst noch ständig.

Die Kenntnis des genauen Nährstoffbedarfes für eine gewünschte Leistung sowohl in quantitativer als auch in qualitativer Hinsicht stellt die Basis für eine gezielte Tierproduktion dar. Zusammen mit einem entsprechenden Futterbewertungssystem wird dann eine Leistungsvoraussage ermöglicht, d.h. mit welcher Menge eines Futtermittels eine bestimmte tierische Leistung zu erzielen ist.

Neben dem Mineralstoff- und Wirkstoffbedarf verdient vor allem der Protein- und Energiebedarf besonderes Interesse. Eine zu geringe Energiezufuhr hat geringe Wachstumsraten zur Folge, dadurch wird der Aufwand für Erhaltung erhöht, der Teilwirkungsgrad der Energie für Ansatz sinkt. Eine zu hohe Energiezufuhr hat eine Verfettung des Fisches und damit eine Qualitätsminderung des erzeugten Produktes zur Folge. Im Falle qualitativ unzureichender oder quantitativ überhöhter Proteinzufuhr steigt die Stickstoffausscheidung. Dies bedeutet sowohl eine Verschwendung von Futterprotein als auch eine Belastung des Lebensmilieus.

In Anlehnung an die Prinzipien der Ernährungsforschung bei den terrestrischen Nutztieren kann man sich auch zur Bedarfs-ermittlung bei Forellen der faktoriellen Methode bedienen. Dabei wird bei Angaben über die Bedarfsgröße differenziert in den Bedarf zur Erbringung bestimmter Syntheseleistungen, etwa für den Zuwachs, und in den Erhaltungsbedarf, das ist der Bedarf, der gedeckt werden muß, damit die vorhandene Körpersubstanz erhalten bleibt bzw. lebensnotwendige Stoffwechselvorgänge ablaufen können. Der Erhaltungsbedarf entspricht in

etwa der Summe der endogenen (i.e. unvermeidbaren) Verluste bzw. der Wärmeproduktion und kann über deren Ermittlung auch bestimmt werden. Eine andere Methode ist die Bestimmung der Hungerverluste, die als Annäherung an den Erhaltungsbedarf angesehen werden können.

Die Höhe des Energie- und Proteinumsatzes (und damit des Energie- und Proteinverlustes im Hunger) wird maßgeblich von der Stoffwechselaktivität bestimmt und hängt folglich stark von der Körpergröße und der Temperatur ab. Größere Fische haben einen höheren Umsatz als kleine Fische, aber bei Bezug des Umsatzes auf die Gewichtseinheit einen geringeren. Ebenso steigt der Umsatz bei Erhöhung der Temperatur an, da die Fische als poikilotherme Tiere ihre Körpertemperatur der Temperatur des sie umgebenden Mediums angleichen.

Die vorliegende Arbeit soll unter Berücksichtigung der nicht durchgängig erfolgten Standardisierung der Versuchsbedingungen verschiedene Hungerversuche im Hinblick auf den Protein- und Energieerhaltungsbedarf der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri* Richardson) untersuchen.

Zuerst werden die Versuchsbedingungen analysiert und die erzielten Ergebnisse verglichen; dabei wird besonderes Augenmerk auf die den Erhaltungsbedarf beeinflussenden Faktoren gelegt. Dann werden Ergebnisse aus vergleichbaren Untersuchungen zusammengefaßt, um der Frage nach dem quantitativen Protein- und Energieerhaltungsbedarf nachzugehen.

Das Ziel der Arbeit ist die Entwicklung einer Gleichung, welche die Beziehung zwischen dem Energie- bzw. Proteinerhaltungsbedarf der Regenbogenforelle und der Körpermasse sowie der Wassertemperatur als den wichtigsten Einflußgrößen treffend beschreibt und es somit erlaubt, den Nettoerhaltungsbedarf bezüglich Energie und Protein für Forellen beliebiger Größe und bei beliebiger Wassertemperatur abzuleiten.

2. LITERATURÜBERSICHT

2.1. ERNÄHRUNGSPHYSIOLOGISCH BEDEUTSAME UNTERSCHIEDE ZWISCHEN KNOCHENFISCHEN UND SÄUGETIEREN

2.1.1. Physiologische Unterschiede

Ein besonderes Kennzeichen der Fische ist die Poikilothermie. Die Körpertemperatur von Fischen - ausgenommen Thunfische und gewisse Haiarten (CAREY et al., 1971) - entspricht der Umgebungstemperatur oder paßt sich innerhalb kürzester Zeit an eine veränderte Wassertemperatur an (MÜLLER, 1976). Normale Bewegungsaktivität hat unwesentliche Temperaturveränderungen zur Folge, während starke Bewegungen, wie sie beim Zappeln im Netz zu beobachten sind, nur kurzfristige Temperaturerhöhungen von $0,05-0,72^{\circ}\text{C}$ in der weißen Muskulatur und in weit geringerem Maße in der Leibeshöhle sowie in Magen und Darm zur Folge haben (MÜLLER, 1976). Ein direkter Einfluß der Verdauung auf die Körpertemperatur konnte nicht nachgewiesen werden. Nach Untersuchungen von STEVENS und SUTTERLIN (1976) wird der größte Teil der im Intermediärstoffwechsel freiwerdenden Wärme über die Haut an das umgebende Wasser abgegeben, wohingegen der Wärmeausgleich via Blut und Kiemen gering ist. Daher wird bei den Fischen keine Energie zur Aufrechterhaltung und Regulation einer konstanten Körpertemperatur, wie sie bei homöothermen Tieren erforderlich ist, aufgewendet. Daraus resultiert ein vergleichsweise sehr viel niedrigerer Energieerhaltensbedarf (BRETT, 1972; SMITH, 1976b). Andererseits bedeutet dies aber auch, daß alle Stoffwechselprozesse temperaturabhängig ablaufen, denn mit sinkender Temperatur nimmt die Stoffwechselintensität ab.

Das aquatische Lebensmilieu der Fische wirkt sich bezüglich ihres Energiebedarfes jedoch nachteilig aus, da mit einem bestimmten Energieaufwand für die Aufrechterhaltung des osmotischen Gleichgewichtes gerechnet werden muß (RAO, 1968; BRETT, 1970b).

Die Regenbogenforelle hat ebenso wie andere Salmoniden einen relativ hohen Proteinbedarf, der zum Teil doppelt so hoch ist wie der von terrestrischen landwirtschaftlichen Nutztieren (MERTZ, 1969, 1972; COWEY, 1975, 1979, 1980; OGINO, 1980; WALTON and COWEY, 1982). Kohlenhydrate werden von diesen carnivoren Fischen nur ungenügend verwertet, so daß neben Nahrungsfetten die Proteine auch als Energiequellen genutzt werden (ATHERTON and AITKEN, 1970; PIEPER and PFEFFER, 1979).

Die beim dynamischen Umsatz des Proteins und anderer stickstoffhaltiger Substanzen (u.a. Nukleinsäuren) unweigerlich auftretenden N-Verluste werden beim Fisch - im Gegensatz zum Säuger - vor allem in Form von Ammoniak (SMITH, 1929; WOOD, 1958; FROMM, 1963; GUERIN-ANCEY, 1976b; KAUSHIK et al., 1984) sowie als Harnstoff, Trimethylaminoxid, Kreatinin, Kreatin und Harnsäure ausgeschieden (GOLDSTEIN and FORSTER, 1970).

Beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) wurden 55-80% dieser N-Verluste als Ammoniak und 6-25% als Harnstoff identifiziert (SMITH, 1929; VELLAS et al., 1970; VELLAS and SERFATY, 1974), bei der Regenbogenforelle und dem Rotlachs (*Oncorhynchus nerka*) 52-70 bzw. 80% als Ammoniak (FROMM, 1963; FROMM and GILLETTE, 1968; OLSON and FROMM, 1971; BRETT and ZALA, 1975; KAUSHIK, 1980). Das Ammoniak wird vorwiegend in der Leber durch Transaminierung von Aminosäuren und anschließende Desaminierung der entstandenen Glutaminsäure gebildet (PEQUIN and SERFATY, 1963; VELLAS and SERFATY, 1974; WALTON and COWEY, 1977, 1982).

Die Ammoniak- und Harnstoffausscheidung über die Nieren ist beim Fisch sehr gering. Das Hauptexkretionsorgan stellen die Kiemen dar, welche 90-97% des gesamten Stickstoffes ausscheiden (PORA and PRÉCUP, 1958; FROMM, 1963; VELLAS et al., 1970). Dabei werden bezüglich des Exkretionsmechanismus des Ammoniak sowohl einfache Diffusionsvorgänge (SMITH, 1929;

VOOYS, 1968; FORSTER and GOLDSTEIN, 1969; PAYAN and MATTY, 1975; HILLABY and RANDALL, 1979) als auch ein Ionenaustausch (MAETZ and ROMEU, 1964; ROMEU and MOTAIS, 1966) diskutiert.

Fische (und andere wechselwarme Tiere) besitzen die Fähigkeit, lange Hungerperioden überstehen zu können. Der Hunger bewirkt eine Senkung der Stoffwechselaktivität und den Verbrauch von körpereigener Substanz zur Deckung des Energiebedarfes. Die daraus resultierenden Masseabnahmen sind vor allem von der Körpergröße und der Temperatur abhängig (KAUSCH, 1972). Die Überlebenszeit ist dabei umso größer und die negativen Auswirkungen umso geringer, je niedriger die Wassertemperatur ist (LOVE, 1970; STEFFENS, 1985). Die Reaktion auf einen Nahrungsentzug ist bei kleinen Fischen ausgeprägter als bei größeren (ALBRECHT, 1966; KAWATSU, 1966, 1974; AKIYAMA and NOSE, 1980; SCHWALB-BÜHLING, 1982).

2.1.2. Stufen des Energieumsatzes

Bei den Säugetieren unterscheidet man die drei Stoffwechselstufen: Grund-, Erhaltungs- und Leistungsumsatz.

Der Grundumsatz ist der Energieumsatz im postresorptiven Zustand eines Tieres bei völliger körperlicher Ruhe und im Bereich der thermisch neutralen Zone (KLEIBER, 1967).

Der Erhaltungsumsatz bezeichnet den Energieumsatz bei ausgeglichener Energiebilanz, umfaßt also zusätzlich zum Grundumsatz noch Anteile, die aus der Verdauungstätigkeit und Bewegung herrühren, die notwendig sind, um in einem bestimmten Ernährungszustand zu verharren.

Der Leistungsumsatz wird als Energieumsatz bei einer bestimmten Leistung, wie z.B. Wachstum oder zusätzlicher Bewegungsaktivität definiert.

Die größte Schwierigkeit bei der Bestimmung des Grundumsatzes besteht in der nicht ausschaltbaren Spontanaktivität der Versuchstiere. Diese unkontrollierbaren Bewegungen können jedoch über Magnetinduktion (PETRY, 1970) oder optisch-optoelektronische Verfahren (PETRY, 1977) registriert werden. Der Grundumsatz läßt sich dann mittels einer Regressionsgleichung indirekt bestimmen, wobei der "motorische Umsatz" und die Hungerzeit des Versuchstieres mitberücksichtigt werden (PETRY, 1982).

Da die Forderung nach absoluter körperlicher Ruhe bei Fischen noch weniger zu erfüllen ist als bei Säugetieren, werden in Abhängigkeit von der Aktivität drei Stoffwechsellagen unterschieden: Standard-, Routine- und Aktivmetabolismus. Sie werden meist mittels der indirekten Kalorimetrie über den Sauerstoffverbrauch bestimmt.

2.1.2.1. Standardmetabolismus

KROGH (1914) verwendete für die von EGE und KROGH (1914) erstmals an Fischen durchgeführten Stoffwechsellmessungen den Begriff "Standardmetabolismus" zur Kennzeichnung des geringsten Energieumsatzes, der aber nur eine Annäherung an den Grundumsatz darstellt. Die "Standardbedingungen" bestehen danach bei völliger Nüchternheit, minimalem Muskeltonus und möglichst geringer Bewegung.

In anderen Untersuchungen wurden Umgebungsreize möglichst ausgeschlossen und der niedrigste, innerhalb eines bestimmten Zeitraumes gemessene Sauerstoffverbrauch als Maß für den Standardmetabolismus angenommen (GRAHAM, 1949; JOB, 1955; HICKMAN, 1959; MOSS and SCOTT, 1961; ALBRECHT, 1974).

Die ersten Messungen des Sauerstoffverbrauches unter Berücksichtigung der Bewegung der Fische wurden von SPOOR (1946) durchgeführt, der die Spontanaktivität über eine mechanische

Versuchsanordnung erfasste. Später wurde die Aktivität über die Umformung der vom Fisch erzeugten Turbulenzen in elektrische Impulse (BEAMISH and MOOKHERJII, 1964; KAUSCH, 1968; DANDY, 1970), über photoelektrische (SMIT, 1965; PETERSON and ANDERSON, 1969) bzw. akustische Einrichtungen (MUIR et al., 1965), über Magnetinduktion (GROOT and SCHUYF, 1967) und mittels Kombination von Elektromyographie und Telemetrie (WEATHERLEY et al., 1982; ROGERS and WEATHERLEY, 1983) registriert. Einen ähnlichen Ansatz verwendete BRETT (1964, 1965) bei seinem Tunnelrespirometer, wobei er allerdings dem Fisch unterschiedlich hohe Schwimmggeschwindigkeiten aufzwang.

Ebenso wie bei den Säugetieren ist dadurch die Möglichkeit gegeben, den bei hypothetischer körperlicher Ruhe bestehenden Standardmetabolismus indirekt zu bestimmen, eine Unterscheidung zwischen Standardmetabolismus und Grundumsatz müßte nicht mehr getroffen werden (BRETT, 1972). Aber der Begriff Standardmetabolismus wird auf dem Gebiet der Fischbioenergetik bis heute noch verwendet. Zumeist wird er dann als Synonym für Grundumsatz verstanden (BRETT and GROVES, 1979; STEFFENS, 1985).

2.1.2.2. Routinemetabolismus

Aus den verschiedenen Versuchsansätzen war nicht immer ersichtlich, ob wirklich der Standardmetabolismus bestimmt worden war. Deshalb schlug FRY (1947) den Begriff "Routinemetabolismus" vor, der den Nüchternumsatz einschließlich der normalen Spontanaktivität beschreibt (FRY, 1957; BEAMISH, 1964a). Der Fisch darf im Rahmen der Versuchsbedingungen nicht mehr als notwendig an der freien Bewegung gehindert werden. Dabei sollte ein Streßeinfluß durch die Umgebung durch Ruhe und Dunkelheit ausgeschlossen werden (FRY, 1971).

Dieser Ausdruck ist bedeutsam, da er eine bessere Annäherung an den durchschnittlichen Energieverbrauch darstellt, "weil ein Tier nicht nur andauernd ruht" (BRETT, 1962). Daraus

ergibt sich, daß der Routinemetabolismus zur Bedarfsschätzung nützlich sein kann, weil er als das dem Erhaltungsbedarf entsprechende Stoffwechsellniveau angesehen werden kann (PALOHEIMO and DICKIE, 1966a; HUISMAN, 1972; BRAATEN, 1979).

2.1.2.3. Aktivmetabolismus

Unter Aktivmetabolismus wird die höchste Stoffwechselrate bei maximaler, andauernder Bewegung verstanden. Er wird über den Sauerstoffverbrauch bei größtmöglicher, dauerhafter Schwimgeschwindigkeit, oft bis zur Erschöpfung, ermittelt (BASU, 1959; BLAZKA et al., 1960; BRETT, 1964, 1965, 1973; SMIT, 1965; FARMER and BEAMISH, 1969), wobei Tunnelrespirometer besonders geeignet scheinen (FRY, 1971).

ALBRECHT (1974) und STEFFENS (1985) unterscheiden zwischen Aktivstoffwechsel I und II, wobei letzterer mit der oben definierten Stoffwechselrate identisch ist. Der Aktivstoffwechsel I dagegen charakterisiert Stoffwechselraten von Fischgruppen in freier Bewegung, die Nahrung aufnehmen und verdauen. Er entspricht damit dem Begriff des "Fütterungsmetabolismus", wie er von BRETT (1976) sowie BRETT und GROVES (1979) verwendet wird.

2.2. ENERGIEERHALTUNGSBEDARF

Der Energieerhaltungsbedarf des Fisches umfaßt neben der für den Standardmetabolismus noch die für Muskelarbeit, also Spontanaktivität und Freßaktivität verbrauchte Energiemenge (BRODY, 1945; CHO et al., 1982) und entspricht dann in etwa dem Energieverbrauch im Routinemetabolismus (BROWN, 1957).

Zur Deckung dieses Bedarfes ist eine energetisch äquivalente Futtermenge erforderlich, so daß ein Tier in einem Zustand erhalten wird, in welchem es weder Körpersubstanz ansetzt

noch verliert (PENTELOW, 1939; KLEIBER, 1967) oder auch eine ausgeglichene Energiebilanz aufweist (BRODY, 1945; ELLIOTT, 1976c, 1979; DAVIES and MASSEY, 1977).

2.2.1. Verwertung der Nahrungsenergie und der Nährstoffe

Die Umwandlung von Nahrungs- in Körperenergie durchläuft mehrere Stufen der Verwertung, deren Wirkungsgrad die Grundlage verschiedener Futterbewertungssysteme für landwirtschaftliche Nutztiere bildet (Abb. 1).

Von den über das Futter zugeführten Nahrungsbestandteilen (= Bruttoenergie) können nicht alle im Verdauungstrakt gespalten und resorbiert werden und gehen dadurch als Kotenergie verloren. Nur ein Teil der verdauten Energie kann einen Beitrag zur Energieversorgung des Organismus leisten (umsetzbare Energie), denn es treten Verluste in Form von energiehaltigen Endprodukten des Proteinstoffwechsels auf (u.a. Ammoniak und Harnstoff), die über die Kiemen und die Nieren ausgeschieden werden. Gemäß dem 2. Hauptsatz der Thermodynamik kann die umsetzbare Energie nur unter Energieverlusten in Form von Wärme (heat increment) in Körperenergie umgewandelt werden. Die verbleibende Nettoenergie stellt den letztlich durch das Tier verwertbaren Anteil der Bruttoenergie dar. Erst der nach der Deckung des Erhaltungsbedarfes (eventuell) noch vorhandene Energieüberschuß ist für die tierische Produktion und das Wachstum in Form von Fleisch- bzw. Fettansatz nutzbar. Damit gewinnt die Höhe des Nettoerhaltungsbedarfes große Bedeutung im Hinblick auf den für den Ansatz verwertbaren Anteil der Nettoenergie.

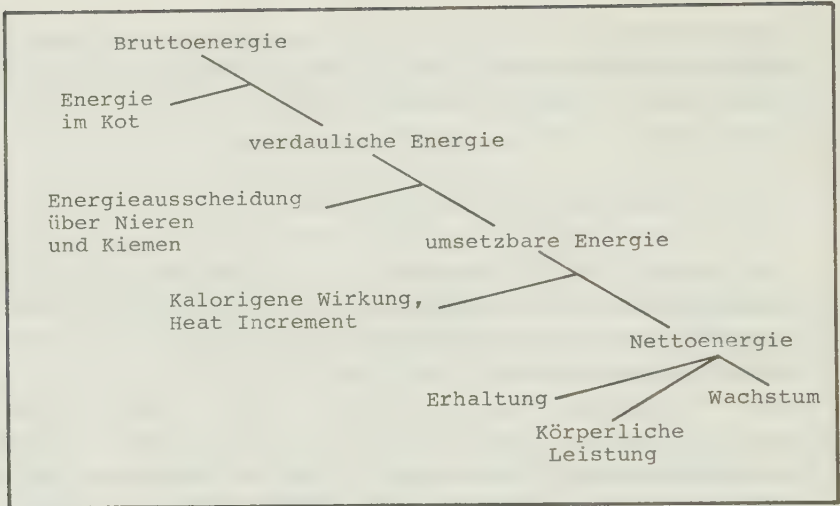


Abbildung 1: VERWERTUNG DER NAHRUNGSENERGIE

2.2.2. Bestimmungsmethoden

Zur Bestimmung des Energieerhaltungsbedarfes stehen im Prinzip drei verschiedene Möglichkeiten zur Auswahl:

- Fütterung auf Erhaltung
- Extrapolation von Fütterung bei verschiedenem Fütterungsniveau auf Null-Produktion bzw. Null-Wachstum
- Bestimmung des Hungerumsatzes bzw. der Hungerverluste

2.2.2.1. Fütterung auf Erhaltung

Durch Anpassung der Futtermenge (= Energiezufuhr) wird versucht, einzelne Tiere oder Tiergruppen auf einem konstanten Körpergewicht zu halten.

Auch eine ständige Überprüfung der Rationshöhe durch Kontrolle des Körpergewichtes ermöglicht nicht eine tatsächliche Fütterung auf Erhaltung, wie die Versuche von BROWN (1946a,b,

1957) an der Bachforelle (*Salmo trutta*) zeigen. Die Autorin versuchte, die Fische auf Erhaltung zu füttern und nahm eine wöchentliche Gewichtskontrolle vor. Dennoch oszillierten die gemessenen Gewichtsveränderungen um das Nullwachstum, so daß sie die Ergebnisse auf Gewichtskonstanz interpolieren mußte, um den Erhaltungsbedarf zu bestimmen.

2.2.2.2. Extrapolation der Energieaufnahme auf Nullwachstum

Bei dieser Methode wird den Tieren die gleiche Ration in verschiedener Höhe (Menge) verabreicht und anschließend zur Bestimmung des Erhaltungsbedarfes auf das Nullwachstum extrapoliert. Eine Variante davon ist die Fütterung mit verschiedenen Rationen, wobei versucht werden sollte, den Erhaltungsbedarf sowohl zu über- wie auch zu unterschreiten. Der Erhaltungsbedarf kann dann durch Interpolation gefunden werden.

Das Fütterungsniveau beeinflußt nicht nur die Menge sondern auch die Zusammensetzung des Produktes, also des Zuwachses. Mit steigender Fütterungsintensität steigt der prozentuale Anteil des Fettes am Zuwachs (CHO et al., 1982), was durch die bloße Bestimmung des Gewichtes nicht erfaßt wird. Beim Fisch kann dies jedoch - im Gegensatz zu den größeren Säugetieren - leicht durch vergleichende Schlachtkörperanalysen umgangen werden (PFEFFER and PIEPER, 1979).

Beiden Methoden lastet aber auch der Nachteil an, daß die Ergebnisse, die mit einer bestimmten Ration (Futterzusammensetzung) erzielt wurden, nicht auf andere Rationen übertragbar sind (van ES, 1972), sofern die Verwertungskoeffizienten der verschiedenen Rationen, insbesondere der Teilwirkungsgrad der Energieausnutzung für Erhaltung¹⁾, nicht bekannt sind.

$$1) \text{ Teilwirkungsgrad für Erhaltung} = \frac{\text{Nettoenergie für Erhaltung} \times 100}{\text{Bruttoenergie}}$$



2.2.2.3. Hungerumsatz und Hungerverluste

Über einen gewissen Zeitraum wird dem Tier die Nahrung entzogen und die Wärmeproduktion des hungernden Tieres mittels direkter oder indirekter Kalorimetrie gemessen bzw. der Energieverlust des Tierkörpers bestimmt. Der Energieverbrauch (bzw. -verlust) im Hunger erlaubt eine Schätzung des Energieerhaltungsbedarfs auf der Bezugsbasis Nettoenergie (BRETT, 1970b; PFEFFER et al., 1977; GROPP, 1986). Ein hungerndes Tier benötigt im Vergleich zu einem gefütterten keine Energie für die Aufnahme und Verdauung von Futter und für die Produktion von Verdauungsenzymen. Aufgrund des leeren Verdauungstraktes und der Verbrennung von Körpersubstanz zur Energiebereitstellung wiegt es auch weniger. Der Unterschied ist jedoch gering, da diese Prozesse sehr wenig Energie verbrauchen (van ES, 1972). Der Gewichtsunterschied aufgrund eines unterschiedlich gefüllten Verdauungstraktes hat ebenfalls keine Auswirkungen auf den Erhaltungsbedarf (BLAXTER et al., 1966).

2.2.2.3.1. Bestimmung mittels der direkten Kalorimetrie

Die Methode der direkten Kalorimetrie beruht auf der unmittelbaren Messung der vom Tier abgegebenen Wärmemenge. Sie wird wegen der niedrigen Wärmeproduktion poikilothermer Tiere und der hohen spezifischen Wärme des Wassers sowie den daraus resultierenden methodischen Schwierigkeiten für Fische als ungeeignet erachtet (BRETT, 1972; KAUSCH, 1972). Da aber die Wärmeabgabe durch Strahlung und Verdunstung, welche die direkte Kalorimetrie bei terrestrischen Tieren problematisiert, bei Fischen nicht vorkommt, hält SMITH (1976a) diese Methode dennoch für geeignet.

Mittels eines modifizierten adiabatischen Kalorimeters bestimmten SMITH (1976a) und SMITH et al. (1978a,b) die Wärmeproduktion von verschiedenen Salmoniden (*Salmo gairdneri* und *S. salar* sowie *Salvelinus fontinalis* und *S. namaycush*). Der

daraus abgeleitete Nettoenergieerhaltungsbedarf folgte bei 4-57 g schweren Regenbogenforellen (und einer Wassertemperatur von 15°C) einer Potenz der Lebendmasse (Wärmeproduktion [kcal/Fisch·Tag] = 57,6·LM^{0,63}), woraus sich für einen 100 g-Fisch ein Wert von 1048 kcal (4385 kJ) errechnet.

BRETT und GROVES (1979) schätzen die Empfindlichkeit dieses Meßsystems bezüglich der Erfassung geringer Schwankungen in der Wärmeabgabe aufgrund der hohen Wärmekapazität des Systems für geringer ein als die Messung des Sauerstoffverbrauches, besonders da Temperaturveränderungen von 0,02-0,03°C erfaßt werden sollten (CHO et al., 1982).

2.2.2.3.2. Bestimmung mittels der indirekten Kalorimetrie

Die indirekte Kalorimetrie, die Berechnung des Energieumsatzes aus dem O₂-Verbrauch und der CO₂-Produktion eines Tieres, wird auch bei Fischen häufig angewendet. Dies geschieht allerdings meist in der vereinfachten Form, daß nur der O₂-Verbrauch gemessen wird; es gibt nur wenige Untersuchungen in denen tatsächlich der Respirationsquotient (RQ)¹⁾ bestimmt wurde (BLAZKA, 1958; MORRIS, 1967; KUTTY, 1968a, 1972; TATRAI, 1980; SONDERMANN et al., 1985).

Dabei wird davon ausgegangen, daß nahezu die gesamte Energieabnahme des Fischkörpers im Hungerzustand als Wärme frei wird (WINBERG, 1956; KLEIBER, 1947, 1967), so daß es möglich ist, aus dem Sauerstoffverbrauch mit Hilfe eines bekannten kalorischen Äquivalentes den Energieverlust im Hunger zu berechnen.

$$1) RQ = \frac{\text{CO}_2\text{-Produktion [Mol] bzw. [ml]}}{\text{O}_2\text{-Verbrauch [Mol] bzw. [ml]}}$$

Dieses Vorgehen impliziert weiterhin die Annahme, daß der Stoffwechsel strikt aerob abläuft, was jedoch nicht immer der Fall sein muß (KUTTY, 1968a; KRÜGER et al., 1968; FRY, 1971; WEATHERLEY, 1972; JONES and RANDALL, 1978; THILLART et al., 1980; SCHWALB-BÜHLING, 1982).

2.2.2.3.3. Zur Gültigkeit der Voraussetzungen bei der Methode der indirekten Kalorimetrie

Der RQ, der sich unter strikt aeroben Bedingungen bei Stoffabbau nur zwischen 0,7 und 1,0 bewegen kann, wurde von KUTTY (1968a) beim Goldfisch (*Carassius auratus*; bei 20°C) und der Regenbogenforelle (bei 15°C) untersucht. Er lag unter Routinebedingungen bei über 50%-iger O₂-Sättigung des Wassers bei 1,02 bzw. 0,96 und bei 25%-iger O₂-Sättigung bei 2,0 bzw. 1,4. Bei erzwungener Aktivität und einer O₂-Sättigung von 50-95% ergab sich ein RQ von 1,3 bzw. 1,2. KUTTY (1968a) schloß daraus auf eine ausgeprägte Fähigkeit zur Anaerobiose, die bei geringerer O₂-Sättigung des Wassers und bei Bewegungsaktivität noch an Bedeutung gewinnt.

Bei einem direkten Vergleich zwischen dem über ein kalorisches O₂-Äquivalent (Q_{ox}) errechneten Energieverlust und dem tatsächlichen Energieverlust im Hunger ergaben sich für den letzten zum Teil erheblich höhere Werte (KRÜGER et al., 1968; BRETT, 1973; SCHWALB-BÜHLING, 1982), während HUISMAN (1976) als einziger eine Übereinstimmung feststellte. Bei KRÜGER et al. (1968) betrugen die beim Silberlachs (*Oncorhynchus kisutch*) unter forcierter Aktivität mittels der indirekten Kalorimetrie und einem kalorischen O₂-Äquivalent von 20,1 J/ml O₂ berechneten Energieverluste nur 1/3 der aus den Nährstoffverlusten mit den Faktoren 38,9 J/mg für Fett und 23,0 J/mg für Protein bestimmten Energieverluste.

BRETT (1973) fand bei Rotlachsen (*Oncorhynchus nerka*), die er bei 13-18°C 10-20 Tage hungern ließ, in einem Fall Übereinstimmung, aber in den übrigen 3 Versuchen führte die Anwendung eines kalorischen O₂-Äquivalentes von 20,1 J/ml O₂ zu einer Unterschätzung der aus den bombenkalorimetrisch bestimmten (bzw. in einem Fall aus dem Fett- und Proteinverlust unter Verwendung von 39,6 kJ/g bzw. 19,3 kJ/g als Brennwerte errechneten) Verluste an Körperenergie in Höhe von 20-35%. Da ihm bei der Berechnung ein Fehler unterlaufen war, mußte er später 2 Werte berichtigen (BRETT, 1985). Diese Korrektur ergab für den Versuch, bei dem er 1973 übereinstimmende Ergebnisse gefunden hatte, nun ebenfalls eine Unterschätzung von 29%, während der Wert von 35% auf 54% geändert werden mußte. Dennoch vermutete BRETT (1985) weiterhin einen reinen aeroben Stoffwechsel und erklärte die Differenz mit Meßungenauigkeiten und Gewebeverlusten, die nicht über den Sauerstoffverbrauch erfaßt werden könnten.

Die bombenkalorimetrisch bestimmten Energieverluste von Regenbogenforellen übertrafen die aus dem O₂-Verbrauch mittels eines Q_{ox} von 19,7 J/ml O₂ berechneten Energieverluste in den Untersuchungen von SCHWALB-BÜHLING (1982) bis um das 3-fache. Dabei fiel auf, daß die Differenz mit sinkender Lebendmasse und steigender Wassertemperatur geringer wurde. Die Autorin führte dies auf teilweise anaerob verlaufende Abbauewege in Verbindung mit der Ausscheidung energiehaltiger Stoffwechselprodukte zurück.

Diese Differenzen zeigen auch, daß nicht von einem konstanten Wärmeäquivalent für den konsumierten Sauerstoff ausgegangen werden kann. Der Q_{ox} schwankt vielmehr in Abhängigkeit vom Verhältnis der zur Energiegewinnung abgebauten Kohlenhydrat-, Fett- und Proteinmengen. Diese Schwankungen können jedoch nur durch die gleichzeitige Bestimmung des O₂-Verbrauches und der CO₂-Abgabe erfaßt werden, wobei zusätzlich auch die ausgeschiedene Stickstoffmenge bekannt sein sollte, um die unvollständige Oxidation von Protein berücksichtigen zu können.

2.2.2.3.4. Bestimmung über Hungerverluste

Durch die bombenkalorimetrische Bestimmung der tatsächlich stattgefundenen Energieverluste während einer Hungerperiode werden diese Unstimmigkeiten, die bezüglich der indirekten Kalorimetrie vorhanden sind, umgangen. Aber es ist auch hier zu beachten, daß der Erhaltungsbedarf etwas unterschätzt wird, da der Energieaufwand für die Fressaktivität bei Aufnahme des Erhaltungsfutters nicht berücksichtigt wird (van ES, 1972; SCHWALB-BÜHLING, 1982). Auch das Vorhandensein von im Hunger wirksam werdenden "Sparmechanismen" (PFEFFER und PIEPER, 1979) im Sinne einer Senkung des Stoffwechsellniveaus (PFEFFER et al., 1977; ECKHARDT, 1981; SCHWARZ und KIRCH-GESSNER, 1984; SONDERMANN et al., 1985) muß in Erwägung gezogen werden.

2.2.3. Faktoren, welche die Höhe des Energieerhaltungsbedarfes beeinflussen

Da der Energieerhaltungsbedarf direkt vom Energieumsatz des Fisches abhängt (KAUSCH, 1972), unterliegt er denselben Einflußfaktoren. Dabei sind die Körpergröße, die Wassertemperatur, die Aktivität und der Sauerstoffgehalt des Wassers als wichtigste Einflußgrößen zu nennen (WARREN and DAVIS, 1967; BRETT, 1970a).

2.2.3.1. Einfluß des Körpergewichtes

Die Abhängigkeit des Energieumsatzes (und damit des Energieerhaltungsbedarfes) von der Körpergröße wird im allgemeinen durch die von HUXLEY (1932) übernommene allometrische Gleichung

$$Q = a \cdot KG^b \quad (1)$$

beschrieben, wobei Q den Energieumsatz pro Zeiteinheit, a das Stoffwechsellniveau, KG das Körpergewicht (oder treffender: die Lebendmasse) und b den Gewichtsexponenten darstellt. Der Gewichtsexponent b gibt an, mit welcher Geschwindigkeit und in welcher Richtung sich der Energieumsatz bei steigender Lebendmasse ändert. Das Körpergewicht hoch b wird als metabolisches Körpergewicht (KLEIBER, 1967) oder metabolisches effektives Körpergewicht (BRODY, 1945) bezeichnet. Das Stoffwechsellniveau a gibt den Energieumsatz eines Tieres mit dem metabolischen Körpergewicht von eins an.

Werden beide Variablen logarithmisch in einem Koordinatensystem aufgetragen, so ergibt sich ein Punktefeld, dem eine Gerade mit der Gleichung

$$\log Q = \log a + b \cdot \log KG \quad (2)$$

zugeordnet werden kann. Gleichung (2) wird gegenüber Gleichung (1) zur Schätzung der Parameter bevorzugt.

2.2.3.1.1. Bestimmung des Gewichtsexponenten über den Sauerstoffverbrauch

In Anlehnung an RUBNER (1902), der die Gültigkeit der "Oberflächenregel" für die Homöothermen als erwiesen betrachtete, postulierte BERTALANFFY (1951, 1957) das Zutreffen dieser Regel auch für Fische. Die Oberflächenregel besagt, daß der Sauerstoffverbrauch je Gewichtseinheit mit zunehmendem Körpergewicht steigt, aber auf die Körperoberfläche bezogen konstant bleibt; in der Stoffwechselgleichung (1) würde dies einen Gewichtsexponenten von $b = 2/3$ bedeuten. Aber ebenso wie RUBNER (1902) später von BRODY (1945) und KLEIBER (1932, 1947, 1967) widerlegt wurde, die 0,73 bzw. 0,75 als zutreffenden Gewichtsexponenten ansahen, wobei der Wert von 0,75 1964 als allgemein zweckmäßig anerkannt wurde (KLEIBER, 1965), bestritten andere das Zutreffen der Oberflächenregel für Fische und postulierten Gewichtsexponenten von 0,76 (ZEUTHEN, 1953, 1970), 0,81 (WINBERG, 1956, 1961), 0,75 (HEMMINGSEN, 1960) und 0,70-0,73 (KAYSER and HEUSNER, 1964).

Vereinzelte wurden jedoch Werte gefunden, die die Oberflächenregel bestätigten. BASU (1959) ermittelte aus 5 Messungen beim Goldfisch einen Wert von 0,67, STAPLES und NOMURA (1976) bei der Regenbogenforelle (3 Messungen) und CAULTON (1978) bei Buntbarschen (*Tilapia mossambica*) je einen Gewichtsexponenten von 0,65.

Wesentlich niedrigere Werte für den Gewichtsexponenten ergaben sich bei hoher Temperatur für den tropischen *Aequidens portalegrensis* (0,57 bei 30°C; MORRIS, 1967) und *Gillichthys mirabilis* (0,4-0,5 bei 24 und 31°C; BARLOW, 1962).

Auch eine lineare Beziehung zwischen dem Standard- oder Routinemetabolismus und der Körpergröße wurde festgestellt (Gewichtsexponent = 1). BEAMISH (1964c) fand bei 26-280 g schweren Bachsaiblingen (*Salvelinus fontinalis*) eine annähernd direkte Proportionalität zwischen Standardmetabolismus und Lebendmasse (Gewichtsexponent = 1,05). Aber der Autor stand diesem hohen Wert selbst sehr kritisch gegenüber und bildete in anderen Arbeiten (BEAMISH, 1964a,b) aus seinem und dem von JOB (1955) für die gleiche Art und bei derselben Temperatur ermittelten Gewichtsexponenten von 0,85 einen Mittelwert.

ZEISBERGER (1961) fand im Sommer für 0,8-90 g schwere Karauschen (*Carassius carassius*), 2-96,5 g schwere Karpfen (*Cyprinus carpio*) und 0,8-39 g schwere Barsche (*Perca fluviatilis*) keinen Unterschied im Standardmetabolismus pro g Lebendmasse. Im Winter ergab sich jedoch bei Karpfen für einen Gewichts-bereich von 15,1-1590 g ein Gewichtsexponent von 0,81, was damit begründet wurde, daß der Metabolismus größerer Fische pro Gewichtseinheit niedriger ist als der Metabolismus kleiner Fische. SCHWALB-BÜHLING (1982) wies jedoch darauf hin, daß ZEISBERGER (1961) seine Messungen schon 75 Minuten nach Verbringung der Fische in die Meßkammer durchgeführt hatte, so daß mit streßbedingten, hohen Stoffwechselraten gerechnet werden mußte, und daß die Gewichtsspanne im Sommer zu eng gewählt worden war.

BRETT (1964) ermittelte für den Rotlachs mit einer Lebendmasse von 20-87 g ebenfalls eine direkte Gewichtsproportionalität des Standardmetabolismus. Für den Gewichtsbereich 3-1400 g bei derselben Art errechnete der Autor jedoch einen Exponenten von 0,78 (BRETT, 1965). Eine Analyse aller seiner Daten über den Rotlachs ergab einen Gewichtsexponenten von 0,88 (BRETT and GLASS, 1973).

Für die Monate Juli bis August, die Laichperiode, übertraf die relative Erhöhung des Sauerstoffverbrauches des Goldbarsches (*Lepomis macrochirus*) die der Lebendmasse (WOHL-SCHLAG and JULIANO, 1959). Im übrigen Jahr errechnete sich jedoch ein Gewichtsexponent von 0,80-0,86. Die Autoren deuteten dies als eine Auswirkung der während der Laichperiode erhöhten Umsatzrate, was durch Untersuchungen von FRY (1957) und BEAMISH (1964b) später bestätigt wurde.

KAMLER (1972) berechnete für junge Karpfen mit einer Lebendmasse von 1-600 mg einen Gewichtsexponenten von 0,98 und 1976 für ein erweitertes Datenmaterial 0,97. Zum identischen Ergebnis kamen WINBERG und KHARTOVA (1953) bei der gleichen Art, aber einer Spanne von 2 mg-3,8 g. Bei 1,24-45,74 g schweren Fischen ergab sich jedoch ein Gewichtsexponent von 0,8 (KAMLER, 1972). Übereinstimmend dazu fand KAUSCH (1968) bei Karpfen für einen Bereich von 3,8-15,7 g einen Wert von 0,82 und aus den Daten von WINBERG (1956) errechnete KAMLER (1972) für 2,5-3487 g schwere Karpfen einen Gewichtsexponenten von 0,85. KAMLER (1972) erklärte den zwischen den beiden Größengruppen bestehenden Unterschied in der Beziehung zwischen Sauerstoffverbrauch und Körpergewicht mit unterschiedlichen Wachstumsmustern im Sinne einer erhöhten Stoffwechselintensität bei den Fischen unter 1 g Lebendmasse.

Über die verschiedenen, unter Standard- und Routinebedingungen ermittelten Gewichtsexponenten bei unterschiedlichen Arten informiert Tabelle 1. Während WINBERG (1956, 1961) in seiner umfassenden Literatúrauswertung zu einem Gewichtsexpo-

Tabelle 1: GEWICHTSEXONENTEN VON VERSCHIEDENEN FISCHEN UNTER STANDARD- UND ROUTINEBEDINGUNGEN

Spezies	Meta- bolis- mus ¹⁾	Wasser- temp. [°C]	Exponent	Quelle
Oncorhynchus nerka	S	15	0,775	BRETT (1965)
	S	5-20	0,88	BRETT und GLASS (1973)
Salmo trutta	S	10	0,877	BEAMISH (1964c)
Salvelinus fontinalis	S	10-20	1,052 ²⁾	BEAMISH (1964c)
	S	5	0,86	JOB (1955)
	S	10	0,85	JOB (1955)
	S	15	0,85	JOB (1955)
	S	20	0,80	JOB (1955)
Salmo gairdneri	S	5	0,78	RAO (1968)
	S	15	0,78	RAO (1968)
	R	11,4	0,654	STAPLES and NOMURA (1976)
	R	10-20	0,86	SCHWALB-BÜHLING (1982)
	R	5-20	0,88	FROM und RASMUSSEN (1984)
Cyprinus carpio	R	20	0,98	WINBERG and KHARTOVA (1953)
	R	20 ³⁾	0,85	WINBERG (1956)
	S	15	1,0 ⁴⁾	ZEISBERGER (1961)
	S	15	0,81 ⁴⁾	ZEISBERGER (1961)
	S	10-35	0,894 ²⁾	BEAMISH (1964c)
	S	20 ³⁾	0,816	KAUSCH (1968)
	R	20	0,98 ⁵⁾	KAMLER (1972)
	R	20	0,80 ⁵⁾	KAMLER (1972)
	R	20	0,97	KAMLER (1976)
Ictalurus nebulosus	S	10-30	0,925 ²⁾	BEAMISH (1964c)
Ictalurus natalis	R	15	0,785	MORRIS (1967)
	R	25	0,944	MORRIS (1967)
Catostomus commersonii	S	10-20	0,864 ²⁾	BEAMISH (1964c)
Lepomis macrochirus	R	14-23	0,8036	WOHLSCHLAG and JULIANO
	R	22-26	1,0621	(1959)
	R	11-22	0,8494	WOHLSCHLAG and JULIANO
	R	8-12	0,8624	(1959)

Fortsetzung Tabelle 1

Spezies	Meta- bolis- mus ¹⁾	Wasser- temp. [°C]	Exponent	Quelle
Tinca tinca	R	20 ³⁾	0,79	WINBERG (1956)
Perca fluviatilis	S	15	1,0	ZEISBERGER (1961)
Abramis brama	S	20	0,91	TATRAI (1980)
Gadus morhua	R	3	0,791	SAUNDERS (1963)
	R	10	0,886	SAUNDERS (1963)
	R	15	0,845	SAUNDERS (1963)
Carassius auratus	R	20 ³⁾	0,81	WINBERG (1956)
	S	22	0,67	BASU (1959)
	S	10-35	0,85 ²⁾	BEAMISH and MOOKHERJII (1964)
Carassius carassius	S	15	1,0	ZEISBERGER (1961)
Tilapia mossambica	R	16-37	0,652	CAULTON (1978)
Aequidens portalegrensis	R	20	0,809	MORRIS (1967)
	R	30	0,57	MORRIS (1967)
Gillichthys mirabilis	R	10	0,76 ²⁾	BARLOW (1962)
	R	24	0,42 ²⁾	BARLOW (1962)
	R	31	0,43 ²⁾	BARLOW (1962)
Clarias lazera	R	25	0,86	HOGENDOORN (1983)
Hemitripterus americanus	R	4	0,805	STEVENS and SUTTERLIN (1976)
Platichthys stellatus	R	14	0,859	HICKMAN (1959)
Parophrys vetulus	R	14	0,842	HICKMAN (1959)
Citharichthys stigmaeus	R	14	0,905	HICKMAN (1959)

1) S = Standardmetabolismus, R = Routinemetabolismus

2) Mittelwert aus mehreren, statistisch nicht signifikant verschiedenen Ergebnissen

3) Bei verschiedenen Temperaturen gemessene Werte mittels der Krogh'schen Normalkurve auf 20°C umgerechnet

4) Gewichtsspannen 1-600 mg und 1,24-45,74 g

5) Gewichtsspannen 2-96,5 g und 15,1-1590 g

nenten von 0,81 für Fische kam, ergab eine statistische Neubearbeitung seiner Daten durch RICKER (1973) einen Wert von 0,85. BRETT und GROVES (1979) schlugen demgegenüber einen allgemeinen Gewichtsexponenten für Fische von 0,86 vor, wobei die Autoren sich auf KAUSCH (1972) bezogen, aus dessen Angaben sich ebenfalls dieser Mittelwert berechnen ließ. Aus Tabelle 1 ist ebenfalls eine deutliche Häufung im Bereich von 0,8-0,9 ersichtlich.

2.2.3.1.2. Bestimmung des Gewichtsexponenten über die direkte Kalorimetrie

Da die Methode der direkten Kalorimetrie nur selten angewendet wird, liegen nur Ergebnisse aus den Untersuchungen von SMITH (1976b; SMITH et al., 1978a) vor. Bei Untersuchungen an 1-4 g schweren Regenbogenforellen ergab sich eine lineare Beziehung zwischen dem Körpergewicht und der Energieabgabe, während bei 4-57 g schweren Tieren ein Gewichtsexponent von 0,63 gefunden wurde. Wenn beide Gruppen zusammengefaßt wurden, erhöhte sich dieser Wert auf 0,75.

2.2.3.1.3. Bestimmung des Gewichtsexponenten über Energieverluste im Hunger

In einem 29-tägigen Hungerversuch ermittelte GARRE (1977) die Energieverluste von 6 Gruppen von Regenbogenforellen mit einer Lebendmasse von 30,5-658 g bei einer Wassertemperatur von durchschnittlich 14,5°C. Der Untersucher fand mit einem Gewichtsexponenten von 1,03 eine annähernd direkt proportionale Beziehung zwischen dem Energieverlust und der Körpergröße. PFEFFER und PIEPER (1979) zogen aus diesem Ergebnis die Schlußfolgerung, daß eine Umrechnung der Lebendmasse auf ein metabolisches Körpergewicht nicht erforderlich ist.

Einen ebenfalls nur geringen Einfluß einer unterschiedlichen Lebendmasse auf den Energieverlust je kg Körpermasse ergab sich aus den Untersuchungen von SCHWALB-BÜHLING (1982). Die Autorin errechnete für Regenbogenforellen mit einer Lebendmasse von 3-216 g bei Wassertemperaturen von 10-20°C einen Gewichtsexponenten von 0,965 bzw. nach N-Korrektur¹⁾ 0,975, wobei sie die unter ähnlichen Versuchsbedingungen erzielten Ergebnisse von SCHWARZBACH (1981) hinzunahm.

Zu einem niedrigeren Wert (0,93) gelangten FROM und RASMUSSEN (1984) ebenfalls bei der Regenbogenforelle. Die Untersucher verwendeten Fische mit einer Lebendmasse von 3-250 g bei Wassertemperaturen von 5-25°C.

2.2.3.2. Einfluß der Wassertemperatur

Der Routine- und Standardmetabolismus von Fischen steigt bei Temperaturerhöhung kontinuierlich bis zur Letaltemperatur (ELLIOTT, 1981), was durch vielfältige Untersuchungen bezüglich des Sauerstoffverbrauches (EGE and KROGH, 1914; FLÖRKE et al., 1954; EVANS et al., 1962; AVERETT, 1969; IVLEVA, 1973; CAULTON, 1978; u.a.), der Energieverluste im Hunger (PHILLIPS et al., 1960; ELLIOTT, 1975b, 1976a; SCHWARZBACH, 1981; SCHWARZ et al., 1984b; u.a.) und der Erhaltungsration (PENTELow, 1939; BROWN, 1946b, 1957; NIIMI and BEAMISH, 1974; u.a.) belegt wurde.

Dabei ist es bedeutsam, ob der Einfluß einer Temperaturerhöhung vom Körpergewicht abhängig ist. Ein signifikanter Temperatureinfluß auf den Gewichtsexponenten konnte sowohl für verschiedene Salmoniden (JOB, 1955; BEAMISH, 1964c; RAO,

1) Durch die N-Korrektur wird berücksichtigt, daß der physiologische Brennwert des Proteins (19,3 kJ/g) geringer ist als der physikalische Brennwert (23,6 kJ/g)

1968; ELLIOTT, 1975a,b; SPERBER et al., 1977) als auch für andere Fische (FRY and HART, 1948; SAUNDERS, 1963; BEAMISH, 1964c; BEAMISH and MOOKHERJII, 1964; BEAMISH, 1970; DUTHIE, 1981; HOGENDOORN et al., 1983) nicht nachgewiesen werden. Nur bei *Gillichthys mirabilis* war der Gewichtsexponent von der Temperatur abhängig (BARLOW, 1962). Deshalb darf es als hinreichend gesichert gelten, daß der Effekt einer Temperaturänderung vom Körpergewicht unabhängig ist (FRY, 1957, 1971; PALOHEIMO and DICKIE, 1966a; BEAMISH and DICKIE, 1967); eine Annahme, von der schon WINBERG (1956, 1961) und später auch CAULTON (1978), SCHWALB-BÜHLING (1982) sowie FROM und RASMUSSEN (1984) ausgingen.

Bei konstantem Gewichtsexponenten ist der Stoffwechselkoeffizient (a ; siehe Gleichung 1) die einzige temperaturabhängige Größe. Als Maß für die Stoffwechselsteigerung bei Erhöhung der Wassertemperatur um 1 bzw. 10°C wird der Q_1 bzw. Q_{10} verwendet. Er errechnet sich aus dem Verhältnis der Stoffwechselkoeffizienten bei unterschiedlicher Temperatur (a_{t_1} , a_{t_2} , wobei $t_1 < t_2$):

$$Q_1 = (a_{t_2}/a_{t_1})^{1/(t_2-t_1)} \quad (3)$$

bzw. bei einer Temperaturerhöhung um 10°C :

$$Q_{10} = (a_{t_2}/a_{t_1})^{10/(t_2-t_1)} = Q_1^{10}. \quad (4)$$

Daneben muß beachtet werden, daß kaltwasseradaptierte Fische, wie die Regenbogenforelle, bei niedriger Wassertemperatur eine deutlich höhere Stoffwechselaktivität aufweisen als warmwasseradaptierte Fische, wie z.B. der Karpfen, bei derselben Temperatur (KAUSCH, 1972; ELLIOTT, 1981). Daher sind Angaben zum Energiebedarf in Abhängigkeit der Wassertemperatur als speziesspezifisch anzusehen und nicht beliebig übertragbar (SCHWARZ und KIRCHGESSNER, 1984).

Ausgehend von einem einzigen Goldfisch wurden von EGE und KROGH (1914) die in Tabelle 2 aufgeführten Temperaturkoeffizienten ermittelt, welche später als "Krogh'sche Normalkurve" in die Literatur Eingang fanden.

Tabelle 2: TEMPERATURKOEFFIZIENTEN FÜR TEMPERATURERHÖHUNGEN UM 1 BZW. 10°C (nach KROGH, 1914)

Temperaturbereich [°C]	0-5	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30
Q ₁	1,27	1,13	1,11	1,10	1,08(1,09) ¹⁾	1,08(-1,06) ¹⁾
Q ₁₀	10,9	3,5	2,9	2,5	2,2 (2,3) ¹⁾	2,2 (-1,8) ¹⁾

1) Von WINBERG (1956) nach Analyse der Krogh'schen Normalkurve vorgeschlagene Werte

Diese rein empirische Kurve erfuhr durch KRÜGER (1963, 1964, 1966) eine mathematische Formulierung:

$$y_t = \frac{m}{n^{1/(t-z)}} \quad (5)$$

wobei y_t : Stoffwechselgröße (z.B. Sauerstoffverbrauch oder Energieverlust)

t : Wassertemperatur [°C]

n : konstanter Parameter

z : konstanter Parameter ("Nullpunkttemperatur")

m : konstanter, gewichtsabhängiger Parameter.

FRY und HART (1948) sowie KANUNGO und PROSSER (1959) bestätigten diese Kurve für den Goldfisch (5-35 bzw. 10-30°C), SAUNDERS (1963) für den Kabeljau (*Gadus morhua*; 3-15°C), BEAMISH (1964c) für *Catostomus commersonii* (10-20°C), *Ictalurus nebulosus* (10-30°C) und den Karpfen (10-35°C) sowie JOB (1955) für den Bachsaibling (5-20°C). Ein kleinerer Q_{10} für höhere Temperaturen ergab sich bezüglich des Standardmetabolismus und des Energieerhaltungsbedarfes der Bachforelle (ELLIOTT, 1975b, 1976c): Für den Bereich von 3,8-7,1°C bzw. 7,1-19,5°C betrug er konstant 6,82 bzw. 2,55 (Standardmetabolismus) und für 3,8-6,6 bzw. 6,6-19,5°C konstant 9,39 bzw. 2,86 für den Brutto- und 11,59 bzw. 2,50 für den Netto-Energieerhaltungsbedarf.

Einen konstanten Temperaturkoeffizienten über den gesamten erfaßten Temperaturbereich fanden dagegen BEAMISH und MOOKHERJII (1964) für den Goldfisch (10-35°C) sowie BEAMISH (1964c) für den Bachsaibling (10-20°C) und 1970 für den Forellenbarsch (*Micropterus salmoides*; 10-34°C). Bei der Regenbogenforelle wurden von DICKSON und KRAMER (1971) zwischen 5 und 25°C und von NIGHTINGALE (1974) zwischen 10 und 20°C ebenfalls konstante Q_{10} -Werte ermittelt (1,95 bzw. 2,40). Bei der Auswertung der Daten von PENTELow (1939) über die Bachforelle durch STAUFFER (1973) ergab sich, ebenso wie bei BRETT et al. (1969) und BRETT (1976) für den Rotlachs, eine exponentielle Beziehung zwischen der Temperatur und dem Erhaltungsbedarf, welcher eine konstante relative Steigerung entsprach.

HOLETON (1974) äußerte Vorbehalte gegenüber der Krogh'schen Normalkurve, weil sie auf Meßwerten beruhe, die unmittelbar nach einem plötzlichen Temperaturwechsel ohne Möglichkeit zur Akklimatisation gewonnen wurden. Außerdem hielt der Autor den Q_{10} -Wert zwischen 0 und 5°C, der ebenfalls schon von EGE und KROGH (1914) kritisch bewertet wurde, für zu hoch.

Auch BRETT (1962) bezweifelte die allgemeine Anwendbarkeit der Krogh'schen Normalkuve und wies darauf hin, daß bei Salmoniden die Standard- (und Routine-) Stoffwechselrate im höheren Temperaturbereich stärkere Veränderungen erfährt als bei niedrigen Temperaturen.

Beim Bachsaibling fanden GRAHAM (1949) zwischen 10 und 23,5°C und bei der Regenbogenforelle SCHMEING-ENGBERDING (1953) sowie FLÖRKE et al. (1954) zwischen 5 und 15°C einen mit der Temperatur steigenden Temperaturkoeffizienten. Dasselbe Ergebnis erhielt BRETT (1964) für den Rotlachs.

SCHWARZBACH (1981) und SCHWALB-BÜHLING (1982) kamen bezüglich des Energieverlustes von hungernden Regenbogenforellen ebenfalls zu dem Ergebnis, daß die relative Steigerung der Energieverluste bei einer Temperaturerhöhung von 15 auf 20°C höher ist als bei Anhebung der Temperatur von 10 auf 15°C.

2.2.3.3. Einfluß der Aktivität

Die Stoffwechselintensität und die Energieverluste (und somit auch der Energieerhaltungsbedarf) steigen erwartungsgemäß bei erhöhter Aktivität an, was durch Untersuchungen von BRETT (1964, 1965) am Rotlachs, von KRÜGER et al. (1968) am Silberlachs und von RAO (1968), KUTTY (1968b) sowie DICKSON und KRAMER (1971) an der Regenbogenforelle gezeigt wurde. Aber gerade dem (nicht kontrollierbaren) Einfluß der Aktivität auf den Energieumsatz wurde durch die Definition der verschiedenen Stoffwechsellagen in Abhängigkeit von einer bestimmten Aktivitätslage versucht, Rechnung zu tragen (BEAMISH and DICKIE, 1967; ALBRECHT, 1974). Diese Klassifizierung hatte zum Ziel, die Beziehung zwischen der Stoffwechselintensität und anderen Faktoren bei konstant gehaltenem Bewegungseinfluß beurteilen zu können (FRY, 1971).

2.2.3.4. Einfluß des Sauerstoffgehaltes des Wassers

Im Aktivmetabolismus nimmt der Sauerstoffverbrauch mit steigendem Sauerstoffgehalt des Wassers (O_2 -Gehalt) bis zu einer von der Temperatur und der Spezies abhängigen, kritischen O_2 -Konzentration zu (Bereich der Atmungsabhängigkeit), während er darüber vom O_2 -Gehalt unabhängig ist (Atmungsunabhängigkeit) (FRY, 1957, 1971; BEAMISH, 1964d; HUGHES, 1981). Bei den Salmoniden ist der Aktivmetabolismus sogar beim Sättigungswert noch vom O_2 -Gehalt abhängig (JOB, 1955; BASU, 1959; BRETT, 1964, 1973).

Im Gegensatz dazu ist der Standard- und Routinemetabolismus über einen weiten Bereich vom O_2 -Gehalt unabhängig (SAUNDERS, 1963; BEAMISH, 1964d,e; KUTTY, 1968b; FRY, 1971; BEAMISH et al., 1975), wobei die Grenze für den Bachsaibling, den Karpfen und den Goldfisch bei 5-5,5 mg/l liegt (BEAMISH, 1964d).

Unter Produktionsbedingungen ist der minimale Sauerstoffgehalt, der ungestörtes Wachstum erlaubt, bedeutsam. Er wurde von HUGHES (1981) "kritischer Wert für normales Leben" genannt und für die Regenbogenforelle mit 5-6 mg/l angegeben (WILLOUGHBY, 1968; SAWATO et al., 1969, zit. in HUGHES, 1981; LAVROSKIJ, 1977; LUKOWICZ, 1981; STEFFENS, 1985).

2.2.3.5. Sonstige Faktoren

Das Vorhandensein von CO_2 im Wasser senkt die Sauerstoffbindung an das Hämoglobin, was durch die Temperaturabhängigkeit dieses Prozesses vor allem bei höheren Temperaturen noch verstärkt wird (KAUSCH, 1972). Während bei ruhenden Fischen nach anfänglicher Stoffwechselsteigerung jedoch eine Adaptation an den CO_2 -Gehalt beobachtet werden konnte, war das bei aktiven Fischen nicht der Fall (BASU, 1959; SAUNDERS, 1963). BEAMISH (1964e) zeigte für den Bachsaibling und den Karpfen,

daß der Standardmetabolismus bei 10 bzw. 25°C vom Gehalt an freiem CO₂ (im Bereich von 10-75 bzw. 10-250 mg CO₂/l) nicht signifikant beeinflusst wurde.

Der Energieverbrauch des Fisches schwankt in Abhängigkeit von **Jahreszeit** und **Geschlecht** (BEAMISH and DICKIE, 1967). Beim Bachsaibling und der Bachforelle stieg der Standardsauerstoffverbrauch während der Laichperiode an, wobei dies bei männlichen Tieren ausgeprägter war, und sank dann wieder auf ein für beide Geschlechter identisches, konstantes Niveau ab (BEAMISH, 1964b). Über eine gesteigerte Routinestoffwechselrate während der Laichzeit berichteten auch WOHLSCHLAG und JULIANO (1959) vom Sonnenbarsch, wobei aber keine signifikanten Geschlechtsunterschiede festzustellen waren. Demgegenüber fanden DICKSON und KRAMER (1971) bei gleichem jahreszeitlichem Muster bei männlichen Regenbogenforellen durchweg 3-10% höhere Aktivstoffwechselraten als bei weiblichen Tieren.

Die **Besatzdichte**, d.h. die Fischmasse in einem bestimmten Wasservolumen, ist ein wichtiger Produktionsfaktor. Mit steigender Anzahl der Fische pro Volumeneinheit stieg bei Forellen der Energiebedarf für Erhaltung (BROCKSEN, 1966) ebenso wie der Routinemetabolismus (LI and BROCKSEN, 1977) an, so daß sich bei gleichem Futterangebot der Zuwachs verminderte. Eine einzeln gehaltene Regenbogenforelle erfuhr auch geringere Hungerverluste als ein Individuum in der Gruppe (SPERBER et al., 1977). Dies beruhte auf einem erhöhten Erregungszustand der Fische und vermehrten Rankämpfen (ALBRECHT, 1969, 1970; LI and BROCKSEN, 1977). SAUNDERS (1963) fand dagegen beim Kabeljau bei hoher Besatzdichte einen niedrigeren Sauerstoffverbrauch des Einzeltieres und führte dies auf die bei größerer Stückzahl behinderte Aktivität zurück.

Steigende Besatzdichten waren auch oft mit einer Verringerung des Sauerstoffangebotes für das Einzeltier und einer Erhöhung toxischer Stoffwechselendprodukte verbunden (ANDREWS et al., 1971; STICKNEY et al., 1972; ALLEN, 1974). Letzteres betraf

vor allem den Ammoniakgehalt des Wassers, dessen tolerierbarer Grenzwert ohne akute Wirkung für Forellen mit 0,1-0,3 mg/l angegeben wird (HAMPSON, 1976; KÖRTING, 1976; LUKOWICZ, 1981).

Da die Regenbogenforelle als euryhaliner Knochenfisch sowohl in Süß- als auch in Salzwasser leben kann, gewinnt die Auswirkung des **Salzgehaltes** an Bedeutung, zumal es in manchen Ländern üblich ist, sie für einen Teil ihrer Wachstumsperiode von Süßwasser in Salzwasser umzusetzen (LANDLESS, 1976; EDWARDS, 1978; GIRIN and HARACHE, 1979). Im Vergleich zu Salzwasser mit einer Salinität von 0,75%, welches den gleichen osmotischen Druck wie Forellenblut aufwies (RAO, 1969), betrug der Energieaufwand für die Aufrechterhaltung des osmotischen Gleichgewichtes im Süßwasser 20% des Standardmetabolismus (RAO, 1968). Gegenüber Salzwasser mit einer Salinität von 3‰ war die Standardstoffwechselrate im Süßwasser weniger stark erhöht (RAO, 1971). Auch der Rotlachs zeigte beim Übergang vom Süß- zum Salzwasser (2,8‰ Salinität) eine Reduktion der Stoffwechselrate (BRETT, 1970b).

2.3. PROTEINERHALTUNGSBEDARF

Unter Proteinerhaltungsbedarf werden die unvermeidbaren (endogenen) Protein- (N-) Verluste verstanden, die infolge von Verdauungs- und Stoffwechselprozessen (dynamischer Proteinumsatz) entstehen (KIELANOWSKI, 1969; GROPP, 1982; STEFFENS, 1985).

Die unvermeidbaren N-Verluste bestehen aus der endogenen N-Ausscheidung über die Nieren und die Kiemen, dem Darmverluststickstoff und dem N-Verlust über den Hautschleim.

2.3.1. Bestimmung

Der Proteinerhaltungsbedarf kann sowohl über N-Bilanzversuche als auch über die Bestimmung der endogenen N-Verluste ermittelt werden.

2.3.1.1. N-Bilanz

Bei N-Bilanzversuchen müssen energetisch ausreichende Rationen, die Protein in gestaffelter Menge enthalten, verabreicht werden. Das N- Gleichgewicht (N- Ausscheidung = N- Aufnahme) bei geringster Proteinaufnahme ("minimales N-Gleichgewicht") kann dann direkt bzw. mittels Interpolation bestimmt werden.

Diese Methode läßt ebenfalls (vgl. 2.2.2.2.) nur rationsbezogene Aussagen zu, solange die Verwertung des Rohproteins nicht bekannt ist. Bei Fütterung von Regenbogenforellen mit Fischmehl, Casein oder Sojamehl als Proteinquelle ergab sich ein täglicher Erhaltungsbedarf an verdaulichem Protein von jeweils 0,9, 2,7 oder 4,4 g/kg (NOSE, 1971). Die Regression von Lebendmasseveränderungen auf die Proteinzufuhr führte für die verschiedenen Proteinquellen aufgrund einer wechselnden Körperzusammensetzung zu unterschiedlichen Werten: 2,2-2,5 g verd. Protein/kg und Tag für Casein und Fischmehl und 3,6 g verd. Protein/kg und Tag für Sojamehl. KAUSHIK und LUQUET (1984) errechneten unter Verwendung dieses Ansatzes einen täglichen Rohproteinerhaltungsbedarf von 1,78 g/kg und Tag bei Fütterung mit einer synthetischen Ration.

Bei Casein als alleiniger Proteinquelle befand sich der Karpfen bei einer täglichen Zufuhr von 0,95 g Rohprotein/kg im N-Gleichgewicht (OGINO and CHEN, 1973).

Bei Fütterung mit *Tenebrio*-Larven zeigte der Sonnenbarsch (*Lepomis macrochirus*) bei einer täglichen Zufuhr von 370 (14 und 19 g Lebendmasse) bzw. 270 mg N/kg (85 g Lebendmasse) eine ausgeglichene N-Bilanz (GERKING, 1955a, 1971), während der Flußbarsch (*Perca fluviatilis*), ebenfalls bei Naturnahrung (Würmer der Gattung *Lumbricus*), dazu 173 mg verd. N/kg (100-144 g) benötigte (BIRKETT, 1969).

Bei Extrapolation der Proteinzufuhr auf Null-N-Ansatz errechneten SAVITZ et al. (1977) für den Forellenbarsch (*Micropterus salmoides*) einen Wert von 2,0 und JOBLING (1981) für die Scholle (*Pleuronectes platessa*) 0,9 g verd. Protein/kg und Tag, wobei jeweils Naturnahrung gefüttert wurde.

2.3.1.2. Darmverluststickstoff

Die infolge der Verdauungsarbeit entstehenden N-Verluste (DVN) bestehen vor allem aus Verdauungsenzymen, Exkreten und abgeschilferten Darmepithelzellen und sind in erster Linie von der Futtermenge (Trockensubstanz = T) abhängig. NOSE (1967) ermittelte den DVN für die Regenbogenforelle bei proteinfreier (Zwangs-) Fütterung, wobei er die Faeces durch Ausstreichen des Enddarmes gewann. Der DVN betrug 50-150 mg N/100 g Futter-T (16°C), während SKREDE et al. (1980) mit derselben Methode auf 185 mg N/100g Futter-T (9,5-11,5°C) kamen. Da sich bei Verwendung dieses Wertes in nachfolgenden Fütterungsversuchen jedoch eine Verdaulichkeit von über 100% ergab, werteten die Untersucher dies als Hinweis für eine Überschätzung des DVN. Der von GROPP (1982) angegebene Wert von 3,5-4,7 g N/kg Futter-T für die Regenbogenforelle liegt jedoch deutlich höher. Für den Karpfen ermittelten OGINO et al. (1973) bei proteinfreier Fütterung einen DVN von 144 bzw. 180 mg N/100 g Futter-T (20 bzw. 27°C) und schlossen daraus auf einen zusätzlichen Einfluß der Wassertemperatur.

2.3.1.3. N-Verluste über den Hautschleim

Der Hautschleim der Fische enthält neben Elektrolyten (MUNZ and McFARLAND, 1964; BIERTHER, 1970), Lipiden (LEWIS, 1970; WEISSENSTEINER, 1981) und Kohlenhydraten auch 50-70% Rohprotein ($N \times 6,25$; HARRIS et al., 1973; FAUCONNEAU and SAGLIO, 1984; BLACK, 1986). Letzteres liegt hauptsächlich als sogenannte "Sialinmucine" (WESSLER and WERNER, 1957; HARRIS et al., 1973; HARRIS and HUNT, 1973; FLETCHER et al., 1976) und Glykoproteine vor (HASHIMOTO and YOSHIMURA, 1977; WOLD and SELSET, 1977).

Die tägliche endogene N-Ausscheidung über den Hautschleim ist von der Lebendmasse abhängig und betrug für die Regenbogenforelle unter Normalbedingungen $0,035 \text{ mg N/g}^{0,84}$ und unter Einwirkung von Streßfaktoren, wie Berührungssreiz, erhöhte Salinität oder Wassertemperatur, $0,021 \text{ mg N/g}^{1,07}$, was 12 bzw. 34 mg N/l kg Lebendmasse entspricht (BLACK, 1986).

2.3.1.4. N-Ausscheidung im Hunger und bei proteinfreier Fütterung

Nach BRODY (1945) ist die endogene N-Ausscheidung die "niedrigste N-Ausscheidung nach empirisch bestimmter Zeit, in der eine N-arme, aber ansonsten ausreichende Ration gefüttert wurde"; sie entspricht damit dem Begriff der "minimalen N-Ausscheidung".

Die Messung der N-Ausscheidung über die Nieren ist beim Fisch nur mittels eines permanenten Harnblasenkatheters möglich (FROMM, 1963; VELLAS and SERFATY, 1967; VELLAS et al., 1970), während eine vergleichbar exakte Bestimmung der branchialen N-Exkretion nicht möglich ist. POST et al. (1965) konstruierten deshalb eine Stoffwechselkammer, die von SMITH (1971, 1976a) weiterentwickelt wurde. Der Fisch wird mit einer Gummimanschette hinter den Kiemen fixiert und die

Stickstoffausscheidungsprodukte der Kiemen (und des Hautschleimes) werden in diesem vorderen Teil des Aquariums aufgefangen. Kot und Harn werden mit Hilfe von Kathetern getrennt gesammelt.

Aufgrund dieser Schwierigkeiten, die Exkrete separat zu erfassen, wurden die Fische deshalb in einem (meist) verschlossenen, belüfteten Aquarium gehalten und die Stickstoffexkretion über die N-Konzentration im Wasser bestimmt (SAVITZ, 1969, 1971a,b; GUERIN-ANCEY, 1976a,b; RYCHLY und KREUTZMANN, 1976; RYCHLY, 1980).

Der Versuch, die endogenen N-Verluste mittels der N-freien Fütterung zu bestimmen, wurde bei Fischen mehrfach unternommen. Aber außer INFANTE (1974), der Karpfen mit Glucose-Agar-Würfeln erfolgreich fütterte, wird übereinstimmend berichtet, daß Fische eine proteinfreie Ration nicht freiwillig oder nur ungenügend aufnehmen, so daß sie dann zwangsernährt (GERKING, 1955b; NOSE, 1967; SAVITZ, 1969, 1971b; SMITH, 1971, 1976a) oder einzeln per Hand gefüttert werden mußten (NOSE, 1971).

TUNISON et al. (1942) und SAVITZ (1971a) ließen die Fische nach erfolglosem Versuch der proteinfreien Fütterung hungern und bezeichneten in Übereinstimmung mit anderen Untersuchern (IWATA, 1970; BRETT and ZALA, 1975; ELLIOTT, 1976b; GUERIN-ANCEY, 1976a,b; BRETT and GROVES, 1979; KAUSHIK, 1980) die N-Ausscheidung im Hunger als endogene N-Exkretion.

Eine Auflistung der im Hunger oder bei N-freier Fütterung gemessenen N-Ausscheidung ist in Tabelle 3 erfolgt. Dabei wurde die tägliche N-Ausscheidung auf 1 kg Fischlebensmasse bezogen, entweder unter Verwendung eines angegebenen Gewichtsexponenten (GERKING, 1955b; SAVITZ, 1969; IWATA, 1970; INFANTE, 1974; FROM and RASMUSSEN, 1984) oder ansonsten durch lineare Extrapolation.

Tabelle 3: STICKSTOFFAUSSCHIEDUNG ALS GESAMT-N, NH_3 -N UND HARNSTOFF-N IM HUNGER UND BEI N-FREIER FÜTERUNG

Spezies	Lebend- masse [g]	Tempe- ratur [°C]	N-Aus- scheidung [mg N/kg·Tag]	Hunger- dauer [Tage]	Quelle
			Gesamt NH_3	Hst.	
Salmo gairdneri	129-138	12-14	136	35	FROMM (1963)
Salmo gairdneri	?	12-13	250	8	FROMM and GILLETTE (1968)
Salmo gairdneri	50-100	13	160	40	OLSON and FROMM (1971)
Salmo gairdneri	900	10	-	31	NIGHTINGALE (1974)
Salmo gairdneri	900	15	-	55	NIGHTINGALE (1974)
Salmo gairdneri	900	20	-	85	NIGHTINGALE (1974)
Salmo gairdneri	50	12	60	-	SMITH and THORPE (1976)
Salmo gairdneri	29-70	14	-	12	RYCHLY and MARINA (1977)
Salmo gairdneri	130	15-18	91	20	KAUSHIK (1980)
Salmo gairdneri	5-119	13-19	100	-	OGINO et al. (1980)
Salmo gairdneri	4-144	5	-	11	FROM and RASMUSSEN (1984)
Salmo gairdneri	4-144	20	-	56	FROM and RASMUSSEN (1984)
Salvelinus fontinalis	50-100 42	16-17 8	80-90 83	- -	MORGULIS (1918) TUNISON et al. (1942)
Oncorhynchus nerka	29	15	(221)	175 46	BRETT and ZALA (1975)
Cyprinus carpio	250-600	?	188	-	VELLAS et al. (1970)
Cyprinus carpio	19-155	10	32	-	INFANTE (1974)
Cyprinus carpio	19-155	20	108	-	INFANTE (1974)
Cyprinus carpio	350	17	-	52	KAUSHIK (1980)
Cyprinus carpio	3-165	20-27	147	-	OGINO et al. (1980)

Fortsetzung Tabelle 3

Spezies	Lebend- masse [g]	Tempe- ratur [°C]	N-Aus- scheidung [mg N/kg·Tag]	Hunger- dauer [Tage]	Quelle
			Gesamt NH ₃	Hst.	
Abramis brama	6	15	133 (166)	33	TATRAI (1981)
Abramis brama	6	20	334 (334)	67	TATRAI (1981)
Abramis brama	35	15	51 (51)	34	TATRAI (1981)
Abramis brama	35	20	103 (103)	37	TATRAI (1981)
Lepomis macrochirus	11-169	26	39	-	GERKING (1955b)
Lepomis macrochirus	10-100	7	51	1)	SAVITZ (1969)
Lepomis macrochirus	10-100	24	109	1)	SAVITZ (1969)
Lepomis macrochirus	10-100	31	280	1)	SAVITZ (1969)
Lepomis macrochirus	37	24	75	-	SAVITZ (1971a)
Lepomis macrochirus	70-90	24	114	1)	SAVITZ (1971b)
Lepomis macrochirus	70-90	24	74	-	SAVITZ (1971b)
Carassius carassius	1-5	20	70	53	IWATA (1970)
Perca fluviatilis	12	14	170	-	SOLOMON and BRAFIELD (1972)
Anguilla japonica	103	12	30-50	-	INUI and OHSHIMA (1966)
Anguilla japonica	107	18	50-80	-	INUI and OHSHIMA (1966)
Dicentrarchus labrax	5-235	16-20	(84)	72	GUERIN-ANCEY (1976b)
Pleuronectes platessa	20-100	18	(94)	81	GUERIN-ANCEY (1976d)
	30-60	10	-	69	JOBLING (1980)

1) Bei N-freier Fütterung

2.3.1.5. N-Verluste im Hunger

Die Stoffwechselverluste (N-Verluste über die Kiemen, Nieren und Hautschleim) lassen sich auch als Hungerverluste an Körperprotein ("Hungerminimum") messen, wenn sichergestellt ist, daß zur Deckung des Energiebedarfes noch genügend Körperfett vorhanden ist (GROPP, 1982). Ebenso wie die endogene N-Exkretion erlauben sie eine Schätzung des Netto-Proteinerhaltungsbedarfes (PIEPER, 1977). Folglich kann dieser N- bzw. Proteinverlust nicht durch eine gleichgroße Menge von Rohprotein im Futter ausgeglichen werden, da Eiweißzufuhr eine höhere Exkretion von Stickstoff (sowohl über Harn und Kiemen als auch in Form von DVN) bewirkt und somit zur Erreichung einer ausgeglichenen N-Bilanz eine größere Menge Protein verabreicht werden muß.

4 Wochen lang hungernde Regenbogenforellen (6 g Anfangsgewicht) verloren täglich 1,3 mg N, während proteinfrei gefütterte Tiere tägliche Verluste in Höhe von 0,8 mg N aufwiesen (NOSE, 1961). PFEFFER und POTTHAST (1977) betrachteten den nach 30 Hungertagen ermittelten Proteinverlust in Höhe von 580 mg/kg Forelle und Tag als Proteinerhaltungsbedarf, während KAUSHIK (1980) nach 28 Hungertagen mit 675 mg/kg und Tag einen etwas höheren Proteinverlust feststellte.

Aus Hungerversuchen von SCHWARZBACH (1981) und SCHWALB-BÜHLING (1982) an Regenbogenforellen entwickelte GROPP (1986) folgende Beziehung zwischen der Lebendmasse LM [g], der Wassertemperatur T [°C] und dem Netto-Proteinerhaltungsbedarf Y [mg Protein/Fisch•Tag]:

$$Y = 2,5 \cdot LM^{0,785} \cdot 1,036^{T-15}. \quad (6)$$

Daraus folgt für 15°C ein Netto-Proteinerhaltungsbedarf von 566 mg/1000 g und Tag.

Beim Karpfen ermittelten PFEFFER et al. (1977) tägliche Proteinverluste in Höhe von 0,28 g/kg bzw. 0,25 g/kg^{0,8} (57 Tage Hungern) und 0,55 g/kg bzw. 0,46 g/kg^{0,8} (159 Tage Hungern) sowie NIJKAMP et al. (1974) 0,98 g/kg bzw. 0,52 g/kg^{0,8} (28 Tage Hungern), wobei die jeweilige Lebendmasse 625, 403 bzw. 42 g betrug.

Zwischen dem 7. und 35. Hungertag ergaben sich bei Karpfen unabhängig von der Lebendmasse (167, 651 und 1099 g) recht einheitliche Proteinverluste von täglich 0,3-0,4 g/kg (SCHWARZ et al., 1984a). Bei 130-175 g schweren Karpfen stellte diese Arbeitsgruppe nach 35-tägigem Hungern der Fische einen täglichen Nährstoffverlust in Höhe von 0,4-0,5 g Protein/kg fest (SCHWARZ und KIRCHGESSNER, 1985).

2.3.2. Faktoren, welche die Höhe des Proteinerhaltungsbedarfes beeinflussen

2.3.2.1. Körpergewicht

Die Beziehung zwischen dem Proteinerhaltungsbedarf (bzw. der endogenen N-Ausscheidung) und dem Körpergewicht kann analog zu der Beziehung zwischen Energieumsatz und Körpergewicht durch Gleichung 1 bzw. 2 ausgedrückt werden (BRODY, 1945; SAVITZ, 1969; GUERIN-ANCEY, 1976a). Die Einflußgröße ist ebenfalls die Lebendmasse, während die Zielgröße Q den Netto-Proteinerhaltungsbedarf [mg N/Fisch·Tag] bezeichnet.

FROM und RASMUSSEN (1984) erhielten für die NH₃-Ausscheidung aus Hunger- und Fütterungsversuchen an Regenbogenforellen (unter regressionsanalytischer Berücksichtigung des Fütterungs- und Temperatureinflusses) einen Wert von 0,74. Aus den in den Untersuchungen von SCHWARZBACH (1981) und SCHWALB-BÜHLING (1982) festgestellten Proteinverlusten im Hunger errechnete GROPP (1986) einen Gewichtsexponenten von 0,79 (vergl. Gl. 6).

GERKING (1955b) erhielt bei 11-169 g schweren Sonnenbarschen bei 25,9°C mit 0,54 einen sehr niedrigen Gewichtsexponenten für den Erhaltungsbedarf, während er andererseits für dieselbe Spezies bei SAVITZ (1969) mit 0,96 (7,2-32.2°C) recht hoch lag. IWATA (1970) ermittelte anhand der Bestimmung der N-Ausscheidung einen Gewichtsexponenten von 0,9 bei der Karausche ebenso wie INFANTE (1974) beim Karpfen für 10 und 20°C. Bei der Bachforelle betrug der Gewichtsexponent bezüglich der N-Ausscheidung im Hunger 0,81 (ELLIOTT, 1976b).

Aber ebenso wie für den Gewichtsexponenten bezüglich des Energieumsatzes gibt es auch für den Proteinerhaltungsbedarf Ergebnisse, welche auf eine direkte Gewichtsproportionalität hindeuten. Der Bruttoerhaltungsbedarf war für 40-200 g schwere Forellen direkt vom Körpergewicht abhängig und betrug 1,78 g Protein/kg und Tag (KAUSHIK and LUQUET, 1984).

Zu demselben Ergebnis kamen OGINO et al. (1980) bei Karpfen und Regenbogenforellen (3-165 bzw. 1-119 g) bezüglich der N-Ausscheidung und des Körperproteinverlustes bei N-freier Fütterung, wobei die Untersucher allerdings den Temperatureinfluß unberücksichtigt ließen, obgleich die Versuche bei unterschiedlichen Temperaturen durchgeführt wurden. Auch bei den Versuchen von GUERIN-ANCEY (1976b) am Seebarsch (*Dicentrarchus labrax*) war die N-Ausscheidung im Hunger für 5-235 g schwere Fische gleichbleibend 84 mg N/kg und Tag.

Aufgrund dieser unterschiedlichen Angaben zur metabolischen Körpergröße bezogen PFEFFER et al. (1977) und die Arbeitsgruppe um SCHWARZ und KIRCHGESSNER (1985; SCHWARZ et al., 1984a,b) ihre Ergebnisse bezüglich der Proteinverluste des Karpfens im Hunger sowohl direkt auf das Körpergewicht als auch auf die für Säuger anerkannte metabolische Körpergröße ($\text{kg}^{0,75}$; KLEIBER, 1965) und die von HUISMAN (1974) für Karpfen vorgeschlagene Größe von $\text{kg}^{0,8}$.

Der Frage nach einer modifizierenden Wirkung der Wassertemperatur auf die Beziehung zwischen Körpergewicht und Stickstoffexkretion (und Proteinerhaltungsbedarf) ging SAVITZ (1969) beim Sonnenbarsch nach: Die Gewichtsexponenten bei Temperaturen von 7-32°C zeigten geringe Unterschiede, die jedoch nicht statistisch signifikant waren. Übereinstimmend dazu fanden INFANTE (1974) zwischen 10 und 20°C beim Karpfen und JOBLING (1981) zwischen 5 und 20°C bei der Scholle nicht signifikant verschiedene Werte von 0,9 bzw. 0,67. Beim Brassen (*Abramis brama*) war der Einfluß einer Temperaturerhöhung von 15 auf 20°C bei 6 und 36 g schweren Fischen ebenfalls identisch. GUERIN-ANCEY (1976a) erhielt jedoch für den Seebarsch einen mit steigender Temperatur (12-24°C) fallenden Gewichtsexponenten (0,94-0,79), wobei er aber nicht angibt, ob sich diese Tendenz statistisch absichern ließ. Er bestimmte die Ammoniak- und Harnstoffexkretion aber schon am zweiten Hungertag ohne den Einfluß des Futterstickstoffes zu berücksichtigen. Die Stickstoffausscheidung war jedoch in den Untersuchungen von PAULSON (1980) sowie BEAMISH und THOMAS (1984) in erster Linie von der N-Zufuhr abhängig.

2.3.2.2. Wassertemperatur

Der gesamte Proteinbedarf von Königslachsen (*Oncorhynchus tshawytscha*) betrug bei 8°C 40% der Ration und bei 14°C 55% (DELONG et al., 1958), was die Untersucher und MERTZ (1969, 1972) auf den bei höherer Wassertemperatur erhöhten Proteinerhaltungsbedarf zurückführten.

Übereinstimmend damit gibt es auch Hinweise für erhöhte N-Verluste bei höherer Temperatur. Die Hautschleimproduktion von Regenbogenforellen steigt bei Anhebung der Temperatur (BROCKSEN and BUGGE, 1974; JACOBS et al., 1981; BLACK, 1986), und auch der Darmverluststickstoff ist möglicherweise erhöht (OGINO et al., 1973).

Eine deutliche Temperaturabhängigkeit der (endogenen) N-Ausscheidung zeigten INUI und OHSHIMA (1966) für den Aal (12-28°C), SAVITZ (1969) für den Sonnenbarsch (7-32°C), INFANTE (1974) für den Karpfen (10-20°C), NIGHTINGALE (1974) sowie FROM und RASMUSSEN (1984) für die Regenbogenforelle (10 bzw. 5-20°C), ELLIOTT (1976b) für die Bachforelle (4-20°C), JOBLING (1981) für die Scholle (5-20°C) und TATRAI (1981) für den Brassen (15-20°C). Beim Seebarsch fand GUERIN-ANCEY (1976b) nach 7 Tagen Hungern jedoch im Bereich von 16-20°C keine Beeinflussung der Höhe der N-Ausscheidung durch die Temperatur, bei 20°C war aber in kürzerer Zeit als bei 16°C ein konstantes Niveau erreicht (vergl. Tab. 4).

Auch die Körperproteinverluste im Hunger waren bei erhöhter Temperatur für Bachforellen (4-20°C; ELLIOTT, 1976a), Bachsaiblinge (8-14°C; PHILLIPS et al., 1960), Rotlachse (1-24°C; BRETT et al., 1969) und Karpfen (9-19°C; SCHWARZ et al., 1984b) ausgeprägter. Die nach 28-tägigem Hungern bei 10, 15 und 19°C entstandenen Proteinverluste von 30-44 g schweren Regenbogenforellen zeigten dasselbe Verhalten (SCHWARZBACH, 1981).

Die Temperaturkoeffizienten (Q_1) bezüglich des Körperproteinverlustes im Hunger und des Proteinerhaltungsbedarfes wurden von GROPP (1986) mit 1,03 (10-15°C) bzw. 1,04 (15-20°C) angegeben.

2.3.2.3. Sonstige Faktoren

Unterschiede in der endogenen N-Exkretion unter ansonsten identischen Bedingungen wurden von INFANTE (1974) sowie RYCHLY und MARINA (1977) als Einfluß der unterschiedlichen Schwimmaktivität auf den Proteinstoffwechsel und die N-Ausscheidung gedeutet.

Regenbogenforellen, die in Meerwasser (2,7% Salinität) gehalten wurden, schieden im Hunger mehr NH_3 aus als eine Kontrollgruppe in Süßwasser (NIGHTINGALE, 1974). Der gesamte Proteinbedarf der Regenbogenforelle beträgt nach Untersuchungen von ZEITOUN et al. (1973) bei 1% Salinität 40% und bei 2% Salinität 45% der Ration, bzw. beim Silberlachs 40% bei beiden Salinitäten (ZEITOUN et al., 1974), womit letzterer sich nicht vom Proteinbedarf von in Süßwasser gehaltenen Fischen unterscheidet.

NIGHTINGALE (1974) untersuchte die NH_3 -Ausscheidung in Abhängigkeit vom Geschlecht und stellte fest, daß die Ausscheidungsrate bei geschlechtsreifen, männlichen Fischen 10-26% niedriger lag als bei nicht geschlechtsreifen, weiblichen Tieren.

2.4. DER FUTTERENTZUG UND SEINE FOLGEN

Die Salmoniden sind ebenso wie andere Fische in besonderer Weise dazu befähigt, lange Zeit ohne Nahrungszufuhr auszukommen. Von ihnen ist bekannt, daß sie während der gesamten Laichwanderung kein Futter aufnehmen. Stattdessen wird die eigene Körpersubstanz zur Energiegewinnung herangezogen.

2.4.1. Allgemeine Auswirkungen

Im Hunger kommt es zu einer Senkung der Stoffwechselaktivität, wobei die Erniedrigung des Routinemetabolismus unter anderem auf eine verringerte Spontanaktivität zurückzuführen ist (BEAMISH, 1964a; KAUSCH, 1968).

So stellten EGUSA (1958) beim Aal (*Anguilla anguilla*), MANN (1968) bei der Regenbogenforelle, KAUSCH (1968) beim Karpfen und HOGENDOORN (1983) beim afrikanischen Wels im Hunger eine Erniedrigung des Sauerstoffverbrauches fest.

SMITH (1935a,b) erhielt bei über 600-tägigen Hungeruntersuchungen an *Protopterus aethiopicus* (Heckel) eine kontinuierlich fallende Sauerstoffverbrauchsrate. Aber MOSS und SCOTT (1961) zeigten anhand seiner Ergebnisse, daß die Stoffwechselrate ein konstantes Niveau erreicht, wenn der Sauerstoffverbrauch auf das aktuelle anstatt auf das Anfangsgewicht bezogen wird. Dies wurde später durch Untersuchungen von BEAMISH (1964a) an Bachsaiblingen sowie DICKSON und KRAMER (1971) an Regenbogenforellen bestätigt. Der Standard-sauerstoffverbrauch bei 10 bzw. 15°C sank innerhalb von 3 Tagen auf ein konstant bleibendes Minimum (BEAMISH, 1964a; DICKSON and KRAMER, 1971), während der Routinemetabolismus langsamer abfiel und sich diesem Minimalwert innerhalb von 7 Tagen annäherte (BEAMISH, 1964a). Beim Forellenbarsch erreichte der Routinemetabolismus bei 20°C schon nach 3 Tagen ein relativ konstantes Niveau (GLASS, 1968).

Analog dazu wird auch von einer auf ein konstantes Niveau abfallenden Stickstoffexkretion unter Hungerbedingungen berichtet. Aus Tabelle 4 ist ersichtlich, daß dieses Minimum schon nach einem (BRETT and ZALA, 1975; TATRAI, 1981) oder auch erst nach 15 Tagen (INUI and OHSHIMA, 1966) erreicht und möglicherweise auch von der Wassertemperatur beeinflusst wird (ELLIOTT, 1976b; GUERIN-ANCEY, 1976b).

Bezüglich der Körpersubstanzverluste im Hunger konnten PFEFFER und POTTHAST (1977) dies für die Energieverluste tendenziell bestätigen, nicht jedoch für die Proteinverluste. Regenbogenforellen mit einem Anfangsgewicht von 81 g wiesen im ersten Hungermonat deutlich höhere Energieverluste auf als im zweiten Hungermonat (94,6 kJ bzw. 65,2 kJ/Forelle und Monat), aber nur geringfügig höhere als im dritten Monat des Futter-

Tabelle 4: ZEITDAUER ZUR ERREICHUNG EINER KONSTANTEN
N-AUSSCHIEDUNGSRATE

Spezies	Temperatur [°C]	Dauer [Tage]	Quelle
Salmo gairdneri	13	6	FROMM (1963)
Salmo gairdneri	16	7	KAUSHIK (1980)
Salmo trutta	6/10	8	ELLIOTT (1976b)
Salmo trutta	13/15	6	ELLIOTT (1976b)
Oncorhynchus nerka	15	1	BRETT and ZALA (1975)
Salvelinus fontinalis	11	3	PHILLIPS et al. (1952)
Lepomis macrochirus	24	7	SAVITZ (1971b)
Abramis brama	15/20	1	TATRAI (1981)
Anguilla japonica	12/28	15	INUI and OHSHIMA (1966)
Dicentrarchus labrax	16	8	GUERIN-ANCEY (1976b)
Dicentrarchus labrax	18	7	GUERIN-ANCEY (1976b)
Dicentrarchus labrax	20	6	GUERIN-ANCEY (1976b)
Pleuronectes platessa	10	3	JOBLING (1980)
Carassius auratus	24	4	STORER (1967)

entzugs (80,8 kJ/Forelle und Monat). Die entsprechenden Proteinverluste betrugen 1,4, 1,2 und 1,7 g/Forelle und Monat. Beim Karpfen lagen dagegen sowohl die täglichen Energie- als auch Proteinverluste während der ersten 7 Hungertage höher als im Zeitraum vom 7. bis 35. Hungertag (SCHWARZ et al., 1984a). Auch Ketalachssetzlinge (*Oncorhynchus keta*) verloren in der ersten Hungerwoche mehr Protein als in den nachfolgenden Wochen, während die wöchentlichen Energieverluste keine gerichtete Tendenz aufwiesen (AKIYAMA and NOSE, 1980).

Die hämatologischen Veränderungen bei hungernden Regenbogenforellen bestanden neben einer Leukopenie in einer mikrozytären hyperchromen Anämie, die auf einem deutlichen Rückgang der Erythropoese beruhte (KAWATSU, 1966, 1974). Dies wurde von einem vorübergehenden Anstieg und nachfolgenden Absinken der Erythrozytenzahl, des Hämoglobingehaltes und des Hämatokrits begleitet (KAWATSU, 1966, 1974). Der Glukosespiegel des Blutes von verschiedenen Teleostiern blieb zuerst unverändert und fiel erst nach 40-100 Hungertagen ab (LARSSON and LEWANDER, 1973; DUONG, 1974; INCE and THORPE, 1976; SHIMMA et al., 1976; ZAMMIT and NEWSHOLME, 1979; HILTON, 1982). Beim Bachsaibling zeigte er einen anfänglichen Abfall (PHILLIPS et al., 1952, 1953), um dann ein konstantes tieferes Niveau einzunehmen. Beim Karpfen stellten NAGAI und IKEDA (1971) einen vorübergehenden Anstieg fest. Der Plasmaproteingehalt blieb dagegen vom Hunger unbeeinflusst (LARSSON and LEWANDER, 1973; INCE and THORPE, 1976; HILTON, 1982), während der Gehalt freier Aminosäuren langsam abfiel (KAUSHIK and LUQUET, 1977b).

2.4.2. Energiequellen im Hunger

Ebenso wie beim gefütterten stellt beim hungernden Fisch neben Fett auch Protein eine wichtige Energiequelle dar, nicht aber die Kohlenhydrate (LOVE, 1970, 1980; CREACH and SERFATY, 1974).

In erster Linie wurden bei der Regenbogenforelle die viszerale Fettdepots abgebaut (SHIMMA et al., 1976), so daß nach 13 Wochen Hungern kein Eingeweidefett mehr nachweisbar war (WEATHERLEY and GILL, 1981). Auch die Fettreserven der Leber zeigten einen deutlichen Rückgang (INUI and OHSHIMA, 1966; NAGAI and IKEDA, 1971; LARSSON and LEWANDER, 1973).

Eine verstärkte Mobilisation des Muskelfettes trat bei der Regenbogenforelle erst nach 27-tägigem Hungern ein (JEZIERSKA et al., 1982), beim Hecht (*Esox lucius*; INCE and THORPE, 1976) und dem Aal (LARSSON and LEWANDER, 1973) sogar erst nach 90-95 Tagen. Der Fettabbau war im roten Muskel ausgeprägter als im weißen (JOHNSTON and GOLDSPINK, 1973), was sich auch am Gehalt der freien Fettsäuren zeigte, der im roten Muskel anstieg, während er sich im weißen Muskel nicht veränderte (BILINSKI and GARDNER, 1968).

Aus dem viszeralen Fett wurden vor allem gesättigte und aus dem Muskel vorwiegend einfach ungesättigte Fettsäuren freigesetzt (JEZIERSKA et al., 1982). Der Anteil der Fettsäuren und Cholesterinester am Gesamtfettverlust der Regenbogenforelle betrug 94% und der Anteil der Phospholipide 2,2% (LEGER, 1981).

Während Hungern bei Knochenfischen zu einem Anstieg der Konzentration der freien Fettsäuren im Blut führte (BILINSKI and GARDNER, 1968; ZAMMIT and NEWSHOLME, 1979), verharren die ohnehin sehr niedrigen Gehalte an Ketonkörpern auf ihrem Niveau (JONAS and BILINSKI, 1965; ZAMMIT and NEWSHOLME, 1979). Dementsprechend war auch die Aktivität von Enzymen der Ketogenese erniedrigt (Acetacetyl-CoA-Thiolase, E.C. 2.3.1.9) oder nicht nachweisbar (β -Hydroxybutyrat-Dehydrogenase, E.C. 1.1.1.30; ZAMMIT and NEWSHOLME, 1979). Dies deutet darauf hin, daß die Knochenfische im Hunger ihre Energie aus dem Fett vor allem direkt aus Fettsäuren gewinnen, während deren Umwandlung in Ketonkörper, im Gegensatz zu den Säugetieren, nicht stattfindet (ZAMMIT and NEWSHOLME, 1979; WALTON and COWEY, 1982).

Die außerordentliche Hungerfähigkeit der Fische wurde auf die rasche Mobilisierbarkeit von Gewebeproteinen, begünstigt durch die hohe Aktivität von proteolytischen Enzymen im Fischmuskel, zurückgeführt (SIEBERT et al., 1964; CREACH and SERFATY, 1974). Aufgrund ihrer großen Masse stellten die

Muskeln (und die Geschlechtsorgane, sofern sie bereits entwickelt waren) die Hauptquellen dar (CREACH and SERFATY, 1965, 1974). Ein intensiver Proteinabbau setzte jedoch erst nach weitgehender Erschöpfung der Fettreserven ein (IDLER and CLEMENS, 1959; STEFFENS, 1964, 1985; CREACH and SERFATY, 1974; STIRLING, 1976; CHAN and WOO, 1978; WEATHERLEY and GILL, 1981).

Der Proteinabbau äußerte sich in einer langsamen Abnahme der Muskelmasse bei gleichzeitiger Erhöhung des Wassergehaltes (STORER, 1967; JOHNSTON and GOLDSPINK, 1973; PATTERSON et al., 1974; KAUSHIK and LUQUET, 1977a; WEATHERLEY and GILL, 1981). Die Proteolyse war bei der Scholle durch den Abbau von sowohl (phosphat-) "löslichem" als auch "nichtlöslichem" (myofibrillärem) Protein im weißen Muskel ausgeprägter als im roten, bei dem nur eine Abnahme der "löslichen" Proteinfraction festzustellen war (JOHNSTON and GOLDSPINK, 1973; PATTERSON et al., 1974). Diese Atrophie der weißen Muskelfasern fand in einer stark verringerten Fasergröße und einem kleineren Anteil der Myofibrillen am Muskelvolumen ihren morphologischen Ausdruck (JOHNSTON, 1981).

Bei der Regenbogenforelle sank die Proteinsyntheserate im Hunger, wobei dies ebenfalls im weißen Muskel deutlicher wurde als in roten. Der Proteinabbau im weißen Muskel fiel nach einem anfänglichen starken Anstieg innerhalb von 3 Wochen wieder ab (LOUGHNA and GOLDSPINK, 1984). Nach einem Monat Hungern hatten sich sowohl die Proteinsynthese- als auch die Proteinabbaurate stabilisiert, wobei aber die Abbaurate höher als die Syntheserate lag. Beim Goldfisch erhöhte sich der Proteinkatabolismus im Hunger jedoch nicht, sondern entsprach dem bei Fütterung (STORER, 1967). Die erhöhte Aktivität von Enzymen des Aminosäurenkatabolismus im Hunger wurde für die Alanin-Amino-Transferase (E.C. 2.6.1.2.) und die Aspartat-Amino-Transferase (E.C. 2.6.1.1.) gezeigt (STORER, 1967; CREACH, 1972; LARSSON and LÉWANDER, 1973; CREACH and SERFATY, 1974; JÜRSS and NICOLAI, 1976; JÜRSS, 1978a,b). Die

nichtessentiellen Aminosäuren wurden beim Karpfen stärker abgebaut als die essentiellen Aminosäuren (CREACH, 1972; CREACH and SERFATY, 1974). Bei der Regenbogenforelle fiel der Plasmagehalt an freien Aminosäuren im Hunger langsam ab, dabei zeigten aber die essentiellen Aminosäuren im Gegensatz zu den nichtessentiellen im ersten Monat einen vorübergehenden Anstieg (KAUSHIK and LUQUET, 1977b).

Obwohl einige Organe auf Glukoseverbrennung angewiesen sind, blieb der Glykogengehalt der Leber im Hunger (ebenso wie der Blutglukosespiegel, siehe 2.4.1.) lange Zeit unverändert oder erhöhte sich sogar (CHANG and IDLER, 1960; NAGAI and IKEDA, 1971; LARSSON and LEWANDER, 1973). Daneben wurde jedoch auch ein sinkender Glykogengehalt festgestellt (BLACK et al., 1966; DAVE et al., 1975; SHIMMA et al., 1976; HILTON, 1982). Die Glykovorräte waren aber immer noch in beträchtlicher Menge vorhanden, während sie bei Säugetieren schon nach nur zwei Hungertagen fast vollständig erschöpft sind.

Bei hungernden Schollen sank die Aktivität der Schlüsselenzyme der Glukoneogenese im Muskel und blieb in der Leber mit Ausnahme der Aktivität der Phosphoenol-Pyruvat-Carboxykinase (E.C. 4.1.1.32), welche einen starken Anstieg zeigte, unverändert (MOON and JOHNSTON, 1980). ZAMMIT und NEWSHOLME (1979) stellten keine Veränderung der Aktivität der Phosphoenol-Pyruvat-Carboxykinase im roten und im Herzmuskel fest, während sie im weißen Muskel ebenfalls fiel und in der Leber anstieg.

Aus den festgestellten Veränderungen schlossen verschiedene Untersucher, daß sowohl bei Fütterung als auch im Hunger die Glukoneogenese aus Aminosäuren eine bedeutende Rolle spielt (INUI and OHSHIMA, 1966; LARSSON and LEWANDER, 1973; ZAMMIT and NEWSHOLME, 1979; MOON and JOHNSTON, 1980; HILTON, 1982), wobei die Glukoseproduktion sogar deren Verbrauch übertreffen kann (WALTON and COWEY, 1982).

2.4.3. Körpersubstanzverluste im Hunger

Hungern geht mit einer Abnahme der Lebendmasse einher. Bei kurzfristigem Hungern (oder eingeschränkter Fütterung) auftretende, geringe Körpersubstanzverluste können jedoch durch einen erhöhten Wassergehalt des Körpers kompensiert werden, so daß die Lebendmasse unverändert bleibt (LOVE, 1970).

Ebenso wie bei anderen Tieren kann auch beim Fisch davon ausgegangen werden, daß dieser Anstieg des Wassergehaltes im Körper beim Futterentzug generell auftritt (LOVE, 1970, 1980). Nur MacLEOD (1977) berichtete von einem sinkenden Wassergehalt nach 48-tägigem Hungern in Wasser mit einer Salinität von 3,25%. Bei geringerer Salinität oder in Süßwasser stellte er ebenfalls einen steigenden Wassergehalt fest.

Der Futterentzug führte zu einem Verlust an allen Bestandteilen der Trockensubstanz, aber ihre relativen Gehalte veränderten sich in unterschiedlicher Weise. Der Fett- und Energiegehalt der Trockensubstanz fiel, während der Gehalt an Protein und Asche anstieg (PHILLIPS et al., 1960; NOSE, 1961; PARKER and VANSTONE, 1966; WILKINS, 1967; LOVE, 1970, 1980; GARRE, 1977; PFEFFER and POTTHAST, 1977; SCHWARZBACH, 1981; SCHWALB-BÜHLING, 1982; SONDERMANN et al., 1985). Dies hing damit zusammen, daß der Energieverlust zuerst vor allem zu Lasten des Fettes ging, das vorrangig zur Deckung des Energiebedarfes herangezogen wurde, gefolgt von einem allmählichen Verbrauch des Proteins (IDLER and CLEMENS, 1959; NIIMI, 1972; DENTON and YOUSEF, 1976; ELLIOTT, 1976a, 1979; JOBLING, 1980; WEATHERLEY and GILL, 1981). Der relativ erhöhte Aschegehalt wurde auf den Minderverlust an Haut- und Knorpelgewebe im Vergleich zu Fett- und Muskelgewebe zurückgeführt (DENTON and YOUSEF, 1976; NIIMI, 1972; WILKINS, 1967). Im Anhang, Tabelle A1, sind diese Veränderungen bezüglich des Trockensubstanz-, Protein- und Fettgehaltes für einige ausgewählte Versuche an Regenbogenforellen aufgelistet.

Der Gehalt des Körpers an Kohlenhydraten wurde von CRAIG et al. (1978) beim Flußbarsch, ELLIOTT (1976a) bei der Bachforelle sowie FROM und RASMUSSEN (1984) bei der Regenbogenforelle bestimmt. Soweit Kohlenhydrate überhaupt nachweisbar waren, betrugen die Gehalte lediglich bis zu 1% der Trockensubstanz. Deshalb wurden sie im Zusammenhang mit Körpersubstanzanalysen meist als vernachlässigbar betrachtet und nicht bestimmt.

Das Verhältnis von Fett- und Proteinverlust hängt neben dem Hungerzeitpunkt (siehe oben) auch von der Körperzusammensetzung der Ausgangstiere ab. Diese ist jedoch nicht konstant, sondern schwankt in Abhängigkeit von der vorangegangenen Fütterung, der Lebendmasse und ist auch bei genetisch verschiedenen Familien von Regenbogenforellen unterschiedlich (REINITZ et al., 1979; REFSTIE and AUSTRENG, 1981).

Die Fütterung übt einen starken Einfluß auf die Körperzusammensetzung aus, wobei ein erhöhter Fettgehalt der Ration im Körper von Forellen bei sinkendem Wasser-, Protein- und Aschegehalt gleichsinnig widergespiegelt wurde (LEE and PUTNAM, 1973; REINITZ et al., 1978; REINITZ and HITZEL, 1980). Ein erhöhter Proteingehalt der Ration blieb bei Karpfen ohne Auswirkungen, während seine Erniedrigung im Tierkörper einen sinkenden Protein- und Wassergehalt und einen steigenden Fett- und Energiegehalt zur Folge hatte (ZEITLER et al., 1984).

Mit steigender Lebendmasse stieg auch der Fettgehalt und (aufgrund der hohen Energiedichte von Fett) der Energiegehalt des Fischkörpers an, wie für verschiedene Salmoniden gezeigt wurde (GROVES, 1970; DENTON and YOUSEF, 1976; ELLIOTT, 1976a; GARRE, 1977; PFEFFER, 1978; ROTTIERS and TUCKER, 1982; SCHWALB-BÜHLING, 1982; WEATHERLEY and GILL, 1983). Da Wasser- und Fettgehalt auch beim Fisch negativ korreliert sind (LOVE, 1970, 1980), sank der Wassergehalt entsprechend.

Der Proteingehalt des Fischkörpers war bei Regenbogenforellen vom Körpergewicht unabhängig (PFEFFER, 1978). In anderen Untersuchungen wurden jedoch mit steigendem Stückgewicht steigende Proteingehalte (DENTON and YOUSEF, 1976; ELLIOTT, 1976a) oder auch fallende gefunden (WEATHERLEY and GILL, 1983). Bei Bezug des Proteingehaltes auf die Trockensubstanz ergibt sich jedoch sowohl ein von der Körpergröße unabhängiger Gehalt (DENTON and YOUSEF, 1976) als auch ein mit steigendem Stückgewicht sinkender Gehalt (PFEFFER, 1978; WEATHERLEY and GILL, 1983).

Kleine, fettarme Regenbogenforellen wiesen (relativ zum Ausgangsgehalt) höhere Fett- und Proteinverluste auf als größere, fettreichere Tiere (SCHWALB-BÜHLING, 1982). Auf den gesamten Trockensubstanz- (und Energie-) Verlust bezogen, beobachtete die Autorin mit zunehmender Körpergröße einen erhöhten Anteil des Fettverlustes und einen sinkenden Anteil des Proteinverlustes. Entsprechende Ergebnisse erzielten auch AKIYAMA und NOSE (1980) beim Ketalachs.

Obwohl es daher logisch erscheint, daß bei sehr mageren (und kleinen) Fischen mehr Protein zur Deckung des Energiebedarfes mobilisiert wird als bei fetteren, fand GARRE (1977) bei Regenbogenforellen von der Lebendmasse und von den Ausgangsgehalten an Fett und Protein unabhängige Verlustraten.

Bei hungernden Salmoniden bestand eine Korrelation zwischen der Wassertemperatur und den Verlusten an Protein, Fett und Energie (PHILLIPS et al., 1960; BRETT et al., 1969; SCHWARZBACH, 1981). Nach 4-wöchigem Hungern bei 10,5°C hatten Regenbogenforellen im Durchschnitt 10, 30 bzw. 21% der zu Versuchsbeginn vorhandenen Menge an Protein, Fett und Energie verloren. Die entsprechenden Verluste betrugen bei 15,1°C 15, 33 und 24% und erhöhten sich bei 19,1°C weiter auf 18, 38 und 28% (SCHWARZBACH, 1981).

3. AUSWAHL VON LITERATURDATEN

Zur Ermittlung des Energie- und Proteinerhaltungsbedarfes von Regenbogenforellen im Sinne der faktoriellen Methode wurden Daten aus der Literatur herangezogen. Aufgrund der mangelhaften Vergleichbarkeit unterschiedlicher Untersuchungen mußte das vorhandene Datenmaterial anhand von für die Fragestellung relevanten Kriterien analysiert werden. Vergleichbare Ergebnisse sollten dann zusammengefaßt werden, um die Beziehung zwischen dem Energie- bzw. Proteinerhaltungsbedarf und der Lebendmasse und der Wassertemperatur, welche als wichtigste beeinflussende Faktoren angesehen werden, formelmäßig darzustellen.

3.1. KRITERIEN ZUR AUSWAHL VON LITERATURDATEN

3.1.1. Zur Bestimmung des Energieerhaltungsbedarfes

Die faktorielle Methode zur Bestimmung des Erhaltungsbedarfes geht vom Nettoerhaltungsbedarf des Tieres aus, der über Hungerversuche ermittelt werden kann. Die empirische Methode verwendet dagegen Fütterungsversuche im Sinne einer Dosis-Wirkungs-Beziehung (Fütterung auf Erhaltung, Extrapolation auf Nullwachstum). Derartig gewonnene Ergebnisse sind aber ohne Kenntnis des Wirkungsgrades der Versuchsration "faktoriell" nicht aussagefähig.

Der Energieverbrauch im Hunger wurde meist mittels der indirekten Kalorimetrie bestimmt. Die Voraussetzungen für die Anwendung dieser Methode bei der Regenbogenforelle sind jedoch nicht zweifelsfrei gegeben, da es Hinweise auf teilweise anaerob ablaufende Stoffwechselvorgänge gibt und das kalorische Äquivalent des verbrauchten Sauerstoffs nicht als konstant angenommen werden kann (siehe 2.2.2.3.3.). Da auch die Anwendbarkeit der direkten Kalorimetrie bestritten wird (siehe 2.2.2.3.1.), erfahren die mittels dieser beiden Metho-

den gewonnenen Ergebnisse keine Verwendung. Die Auswahl konzentrierte sich stattdessen auf Ergebnisse aus Hungerversuchen, in denen die tatsächlich stattgefundenen Energieverluste bestimmt worden waren.

3.1.2. Zur Bestimmung des Proteinerhaltungsbedarfes

Der Proteinerhaltungsbedarf läßt sich zwar am besten über die Bestimmung der endogenen N-Verluste bei N-freier Fütterung ermitteln, aber diese Methode stieß beim Fisch wiederholt auf Schwierigkeiten, so daß die Zwangsfütterung erforderlich wurde (siehe 2.3.1.4.). Der dadurch entstandene Handhabungsstress und die Anästhesie beeinflussen jedoch die Stickstoffexkretion (JOB, 1955; SAVITZ, 1969; INFANTE, 1974; GUERIN-ANCEY, 1976d).

Deshalb wurden nur Ergebnisse aus Hungerversuchen ausgewählt, denn die über die N-Bilanz ermittelten Werte zum Erhaltungsbedarf an verdaulichem Protein sind nicht mit den über Hungerversuche erhaltenen, faktoriell verwendbaren Angaben zum Netto-Proteinerhaltungsbedarf vergleichbar.

Die Bestimmung der N-Ausscheidung im Hunger (oder bei N-freier Fütterung) in Stoffwechselkammern oder geschlossenen Systemen ist nur für eine begrenzte Zeit (24-48 h) möglich. Durch die Akkumulation von Stoffwechselendprodukten, vor allem Ammoniak, sind sonst Intoxikationen und eine verringerte N-Ausscheidung zu befürchten (FROMM and GILLETTE, 1968; OLSON and FROMM, 1971; GUERIN-ANCEY, 1976c; HAMPSON, 1976). In der Stoffwechselkammer nach SMITH (1971) können zudem Störungen durch Stress auftreten (NOSE and HALVER, 1981). Die einzigen Untersuchungen zur N-Ausscheidung von Regenbogenforellen in einem offenen System (d.h. den Produktionsbedingungen vergleichbar) wurden von KAUSHIK (1980) sowie FROM und RASMUSSEN (1984) durchgeführt, wobei letztere aber nur die NH_3 -Ausscheidung bestimmten.

Um die Untersuchungen nur auf Ergebnisse zu stützen, die mittels derselben Methode gewonnen wurden, beschränkt sich die Auswahl daher auf Hungerversuche, in denen durch vergleichende Schlachtkörperanalyse die stattgefundenen Proteinverluste bestimmt worden waren.

3.1.3. Zum Versuchsaufbau

Neben der bombenkalorimetrischen Bestimmung des Energiegehaltes des Fischkörpers wird auch vielfach die Berechnung über die Rohnährstoffe angewandt, wobei Brennwerte von 39,5 kJ (9,45 kcal)/g Rohfett und 23,6 kJ (5,65 kcal)/g Rohprotein verwendet werden. Bei einem Vergleich beider Methoden stellte NIIMI (1972) beim Forellenbarsch fest, daß der über diese Brennwerte ermittelte Energiegehalt bis zu 20% unter dem bombenkalorimetrisch bestimmten lag. Bei der Regenbogenforelle machten WEATHERLEY und GILL (1983) dieselbe Beobachtung, wobei die Autoren allerdings von einem physiologischen Brennwert des Proteins in Höhe von 20,1 kJ (4,80 kcal)/g ausgingen. Demgegenüber ermittelten sowohl JEZIERSKA (1974), CRAIG (1977) und CRAIG et al. (1978) beim Barsch als auch GARRE (1977) sowie FROM und RASMUSSEN (1984) bei der Regenbogenforelle mittels der Bombenkalorimetrie niedrigere Energiegehalte. Bei Verwendung eines Brennwertes von 25,7-34,1 kJ (GARRE, 1977), 35,5 kJ (CRAIG et al., 1978) bzw. 35,4 kJ/g Fett (FROM and RASMUSSEN, 1984) errechneten sich jedoch vergleichbare Energiegehalte.

Aus diesen unterschiedlichen Ergebnissen wird deutlich, daß die beiden Bestimmungsmethoden nicht zu übereinstimmenden Resultaten führen und die Brennwerte variieren können. Um diese Unsicherheiten bezüglich der indirekten Bestimmung des Energiegehaltes zu umgehen, wurden deshalb nur bombenkalorimetrisch bestimmte Energieverluste herangezogen.

Der Proteingehalt wird meist nach dem Kjeldahl-Verfahren ermittelt, wobei der analytisch bestimmte N-Gehalt mit 6,25 multipliziert wird, da der Stickstoffanteil von Rohprotein auf 16% festgelegt wurde. Diese Methode wurde deshalb für die Datenauswahl zugrundegelegt.

Da davon ausgegangen werden kann, daß der Erhaltungsbedarf im wesentlichen von der Lebendmasse der Fische und der Wassertemperatur abhängt, können diese Einflußgrößen insgesamt variieren, um dadurch die Ableitung einer Beziehung zwischen ihnen und dem Erhaltungsbedarf zu ermöglichen. Um eine treffende Aussage über den Einfluß der Wassertemperatur machen zu können, sollte die jeweilige Versuchstemperatur jedoch konstant gehalten worden sein bzw. nicht über große Bereiche geschwankt haben.

Sehr kleine Fische zeigten eine erhöhte Stoffwechselintensität, was sich in einer linearen Beziehung zwischen Energieverbrauch und Körpergröße äußerte. In Untersuchungen an Karpfen und Regenbogenforellen ergab sich jedoch ein Wechsel bei 1-4 g Lebendmasse, wobei diese Beziehung bei schwereren Fischen einem allometrischen Verhältnis folgte (WINBERG and KHARTOVA, 1953; KAMLER, 1972, 1976; SMITH, 1976b; SMITH et al., 1978a). Um sicher über dieser Grenze zu liegen, fanden deshalb nur Versuche mit Regenbogenforellen, die schwerer als 6 g waren, Berücksichtigung.

Der gleichzeitige Einfluß anderer Faktoren auf die Energie- und Proteinverluste im Hunger konnte aber nicht immer ausgeschaltet werden. Die jeweiligen Versuchsbedingungen wurden daher bezüglich des Vorhandenseins derartiger Einflüsse analysiert, wobei bestimmte Forderungen erfüllt sein mußten.

Der zur Verfügung stehende Sauerstoff kann leicht zu einem den Stoffwechsel limitierenden Faktor werden, weil einerseits der Sauerstoffverbrauch der Fische mit zunehmender Wassertemperatur ansteigt, aber andererseits der Sauerstoff-

gehalt des Wassers gleichzeitig sinkt (LUKOWICZ, 1981). Der Routinemetabolismus ist zwar über einen weiten Bereich vom Sauerstoffgehalt des Wassers unabhängig, die untere Grenze liegt jedoch bei 5 mg/l. Dieser Wert wurde deshalb als Mindestsauerstoffgehalt gefordert.

Im Interesse eines vergleichbaren Aktivitätsniveaus wurden nur Ergebnisse aus Hungerversuchen, in denen sich die Fische im Routinemetabolismus befanden, verwendet. Insbesondere sollten keine über die Spontanaktivität hinausgehenden Bewegungen aufgezwungen bzw. unbeabsichtigt herbeigeführt worden sein.

Während der Laichperiode war die Routine- (und Standard-) Stoffwechselrate erhöht (WOHLSCHLAG and JULIANO, 1959; BEAMISH, 1964b). Da die Energie- und Proteinverluste dadurch ebenfalls erhöht sind, erforderten die Ergebnisse, die unter diesen Bedingungen entstanden waren, eine besonders genaue Betrachtung.

Ein Einfluß der Besatzdichte auf den Erhaltungsbedarf kann nicht ausgeschlossen werden (BROCKSEN, 1966; LI and BROCKSEN, 1977). Dies mußte deshalb entsprechende Beachtung finden, wobei aber eine Beschränkung auf eine bestimmte Besatzdichte nicht möglich war, da diese in weiten Grenzen schwankte. Allerdings fanden nur Versuche mit Fischgruppen Verwendung, da einzeln gehaltene Tiere signifikant geringere Hungerverluste aufwiesen (SPERBER et al., 1977).

Sowohl der Energieverbrauch als auch die N-Ausscheidung im Hunger zeigten eine Abhängigkeit vom Salzgehalt des Wassers (RAO, 1968; BRETT, 1970b; NIGHTINGALE, 1974). In Übereinstimmung mit den hiesigen Produktionsbedingungen wurden deshalb nur Versuche ausgewählt, bei denen die Fische im Süßwasser gehalten worden waren.

3.2. BESPRECHUNG UND AUSWAHL VON LITERATURDATEN

Anhand der genannten Forderungen und Kriterien wurde die Literatur zum Thema Hungerverluste bei Regenbogenforellen überprüft und eine Auswahl hinsichtlich der für die weiteren Untersuchungen zugrundezulegenden Ergebnisse getroffen. Im folgenden fand insofern schon eine Vorauswahl statt, als nur Versuche besprochen werden, bei denen der Stickstoffgehalt des Tierkörpers nach dem Kjeldahl-Verfahren und der Energiegehalt bombenkalorimetrisch ermittelt worden waren.

HUISMAN (1976) bestimmte die Energie- und Proteinverluste von 65,5 g schweren Regenbogenforellen im Laufe einer 4-wöchigen Hungerperiode bei 15°C. Er verwendete Polyesterbecken mit einem Fassungsvermögen von 275 l, dies resultierte in einer Besatzdichte von 11,9 g/l (50 Tiere). Der Wasserzulauf betrug 6-8 l/min., wobei das Wasser im Zulauf annähernde Sauerstoffsättigung aufwies und der Sauerstoffgehalt im Auslauf mindestens 5 mg/l betrug.

GARRE (1977) ermittelte die infolge eines 29-tägigen Futterentzuges aufgetretenen Körpersubstanz- und Energieverluste bei 30,5-658 g schweren Regenbogenforellen. Die Fische befanden sich in einem mit kleinen seitlichen Öffnungen versehenen Hälterkasten (952 l), der in einem Teich stand. Die Wassertemperatur schwankte zwischen 10 und 16°C und betrug durchschnittlich 14,5°C. Da die Gruppen nur aus 5-10 Tieren bestanden, waren die Besatzdichten mit 0,3-3,5 g/l ebenfalls recht niedrig. Angaben sowohl über das Geschlecht der Fische als auch über die Jahreszeit, in der die Versuche durchgeführt wurden, fehlen. Dies wäre jedoch bedeutsam, denn die größeren Tiere hätten schon geschlechtsreif sein können. Bei 290 g schweren Regenbogenforellen (2 Jahre alt) waren 79% der männlichen und 10% der weiblichen Tiere schon geschlechtsreif (STEFFENS, 1974). Aufgrund der Angaben zur Wassertemperatur sind nur Vermutungen bezüglich des Zeitpunktes möglich. Es scheint wahrscheinlich, daß sie eher während einer wärmeren

Jahreszeit und nicht während der Laichperiode durchgeführt wurden. Bei der schwersten Gruppe (658 g Anfangslebendmasse) sind jedoch deutliche Abweichungen vom ansonsten beobachteten Verhalten der Rohnährstoffgehalte im Hunger festzustellen (vergl. 2.4.3.), so daß "die Abnahme des Rohprotein- bzw. die Zunahme des Fettgehaltes in den schwersten Forellen unverstänlich bleibt" (GARRE, 1977). Aufgrund dieser Ungereimtheiten, welche möglicherweise geschlechtsbedingt sind, wurden die bei dieser Gruppe erzielten Ergebnisse zunächst nicht berücksichtigt, während die anderen Resultate Verwendung fanden.

Die Daten von **PFEFFER und POTTHAST (1977)** stammen ebenfalls aus einem Teichversuch (30, 61 und 91 Tage Dauer). Die 81 g schweren Fische wurden in einem Drahtkäfig im Zuflußkanal der Teiche ausgesetzt. Auch in diesem Versuch war die Wassertemperatur nicht regulierbar und folgte den durch die Umwelt bedingten Schwankungen. Aus der graphischen Darstellung der Versuchstemperatur ergibt sich für den ersten Versuch eine Wassertemperatur von durchschnittlich 12,5 °C, wobei die Extremwerte bei 14,5 und 11 °C liegen. Die Ergebnisse aus den 61 und 91 Tagen dauernden Versuchen wurden zunächst für die Ermittlung des Erhaltungsbedarfes weggelassen. Denn bei einer längeren Hungerdauer wurde mehrfach eine zunehmend stärkere Verbrennung von Protein zur Energiegewinnung festgestellt (vergl. 2.4.3.), so daß die Verwendung dieser Werte zu einer Überschätzung der Proteinverluste führen würde. Aber andererseits ist dieser Trend zum vermehrten Proteinabbau aus den hier besprochenen Daten nicht ersichtlich.

Die 28-tägigen Hungerversuche von **SCHWARZBACH (1981)** wurden in einer Stoffwechselanlage mit mehreren Versuchsbecken (Fassungsvermögen 45 l) bei 3 verschiedenen Temperaturen (10,5, 15,1 und 19,1°C) durchgeführt. Die Anlage erlaubte eine rigide Kontrolle der Versuchsbedingungen. Die Beleuchtung des abgedunkelten Raumes erfolgte über Tageslicht-Leuchten, die eine konstante Lichtperiode von 7⁰⁰-17⁰⁰Uhr gewährleisteten.

Um ein Aufschrecken der Fische durch plötzlichen Lichtwechsel zu vermeiden, waren die Lichtquellen zusätzlich mit einem Dimmer versehen. Über verschieden angeordnete Heizelemente und Temperatursonden wurden die Temperaturschwankungen in den Versuchsbecken auf maximal $\pm 0,3^{\circ}\text{C}$ begrenzt. Dies wurde noch dadurch unterstützt, daß die Becken bis auf eine schmale Sichtblende mit Styropor isoliert waren. Diese Isolierung verhinderte auch visuelle Stimulationen der Fische durch eventuell auftretende Umweltreize. Der Wasserzulauf betrug $0,83\text{--}1,03\text{ l/min.}$, der mit Sauerstoffsonden kontinuierlich gemessene Sauerstoffgehalt des Wassers im Auslauf lag über $5,6\text{--}5,9\text{ mg/l.}$ Die Besatzdichte schwankte je nach Versuch zwischen $9,9$ und $21,9\text{ g/l.}$

Die Versuche von SCHWALB-BÜHLING (1982) erstreckten sich ebenfalls über 28 Tage und 3 Temperaturstufen ($9,6$, $14,6$ und $19,9^{\circ}\text{C}$). Sie verwendete diesselbe Anlage wie SCHWARZBACH (1981), so daß die Versuchsbedingungen mit den dort aufgeführten übereinstimmten. Abweichungen ergaben sich jedoch beim Wasserdurchlauf ($0,25\text{--}0,92\text{ l/min.}$) und der Besatzdichte ($5,0\text{--}13,1\text{ g/l.}$). Außerdem hatte sie eine große Gewichtsspanne gewählt. Die Fische der Gruppe 3 des Versuches H20 wiesen eine Lebendmasse von nur $3,8\text{ g}$ auf, weshalb die bei ihnen festgestellten Hungerverluste nicht berücksichtigt wurden. Da "bei Schlachtungen einer Vielzahl gleichaltriger Fische unter unseren Haltungsbedingungen jedoch keine reifen Geschlechtsprodukte beobachtet wurden", kann davon ausgegangen werden, daß geschlechtsbedingte Einflüsse nicht zum Tragen kamen und ihre Ergebnisse (von der oben genannten Ausnahme abgesehen) voll verwendungsfähig sind.

VENS-CAPPELL (1983) hielt 51 bzw. durchschnittlich 125 g schwere Forellen in Vollglasaquarien mit einem Volumen von 150 l. Die Hungerdauer betrug 15 bzw. 18 Tage. Durch Mischung von Kalt- und Warmwasser wurde die Wassertemperatur auf 15°C eingestellt. Aber aus technischen Gründen sank die Temperatur an 2 Tagen auf 10°C ab und wurde innerhalb eines weiteren

Tages wieder auf den Sollwert gebracht. Der Sauerstoffgehalt in den Becken lag über 7,5 mg/l, der Wasserdurchlauf bei 2,2 l/min. Weitere Angaben zu den Versuchsbedingungen wurden nicht gemacht, so daß insbesondere die Frage nach dem Aktivitätsniveau offenbleibt. Denn bedingt durch die Vollglasaquarien war ein Sichtkontakt zu den Fischen in den anderen Becken, welche zweimal täglich gefüttert wurden, möglich. Eine daraus und aus anderen Umweltreizen resultierende Beunruhigung der Tiere ist deshalb als wahrscheinlich anzusehen. Diese Ergebnisse wurden deshalb mit dem Vorbehalt verwendet, sie auf Abweichungen im Sinne von erhöhten Verlusten aufgrund einer gesteigerten Aktivität zu überprüfen.

FROM und RASMUSSEN (1984) führten Hungerversuche unterschiedlicher Dauer bei nicht geschlechtsreifen Regenbogenforellen bis zu 244 g Lebendmasse durch. Die Fische befanden sich in Stahlbecken (Volumen 120 l), die mit auf die jeweilige Versuchstemperatur ($+0,1^{\circ}\text{C}$) erwärmtem bzw. abgekühltem Wasser aus einem Vorratsbehälter gespeist wurden. Das Wasser im Zulauf war zu 100% mit Sauerstoff gesättigt, im Auslauf lag die Sättigung stets über 80%. Die Tageslichtlänge betrug 12 h, die Besatzdichte schwankte von 3,0 bis 17,7 g/l. Von diesem Versuchsaufbau ausgehend scheinen die geforderten Kriterien hinreichend erfüllt zu sein. Aber bei der Betrachtung der Einzelergebnisse sind bei einigen Versuchen Protein- ($15,8^{\circ}\text{C}$, 146,5 g Anfangslebendmasse) bzw. Energiezunahmen (10°C , 72,8 g) oder, trotz längerer Hungerdauer, keine Lebendmasseabnahmen (15°C , 8 g) festzustellen. Dies ist theoretisch unmöglich, aber es wäre denkbar, daß die Probenauswahl für die vergleichende Schlachtkörperanalyse bei diesen Versuchen nicht repräsentativ war. Diese Werte wurden daher nicht berücksichtigt, ebenso wie die Hungerverluste von Fischen unter 6 g Lebendmasse und die Ergebnisse aus Versuchen, bei denen die analysierten Kontroll- bzw. Versuchsgruppen nur aus 1 oder 2 Fischen bestanden hatten.

Während die Daten von HUISMAN (1976), SCHWARZBACH (1981), SCHWALB-BÜHLING (1982), VENS-CAPPELL (1983) sowie FROM und RASMUSSEN (1984) uneingeschränkt Verwendung fanden (die ausdrücklich ausgeschlossenen Werte ausgenommen), wurden einzelne, in Teichversuchen ermittelte Daten vorerst nicht berücksichtigt, da ihre Vergleichbarkeit nicht völlig ersichtlich ist. Letzteres trifft auch für den von NOSE (1961) bei 6,2 g schweren Regenbogenforellen ermittelten Stickstoffverlust zu. Die Fische wurden während der 4-wöchigen Hungerperiode in einem 34 l fassenden Versuchsbecken bei 17°C gehalten, der Wasserdurchlauf betrug 0,7 l/min. Nähere Angaben zur Versuchsanordnung liegen nicht vor, so daß der festgestellte Stickstoffverlust von 710 mg N/100 g vorsichtig zu bewerten ist.

Die von den genannten Autoren aufgeführten Originaldaten über die Veränderung der Lebendmasse und des Trockensubstanz-, Protein-, Fett- und Energiegehaltes von hungernden Regenbogenforellen sind im Anhang, Tabelle A1, aufgelistet.

STAPLES und NOMURA (1976) verwendeten bei den 45-tägigen Hungerversuchen 3 verschiedene Gewichtsklassen. Die Körperzusammensetzung und der Energiegehalt der Kontrollgruppe wurde 2 Wochen vor Versuchsbeginn bestimmt. In der ersten Woche wurden die Versuchsfische noch gefüttert, während in der folgenden Woche die Rationshöhe langsam bis zum totalen Futterentzug absank. Nach dieser 2-wöchigen "Akklimationsperiode" wurde die Lebendmasse der Versuchsfische bestimmt. Die Autoren gingen von der Annahme aus, daß sich in diesen 2 Wochen die Körperzusammensetzung nicht geändert hatte und immer noch auf die Versuchsgruppe übertragbar war. Die Tatsache, daß die mittlere Gewichtsklasse aber eine Fettzunahme in Höhe von 3,2 g/Fisch aufwies, zeigt jedoch, daß die 2 Wochen vor Versuchsbeginn ermittelte Körperzusammensetzung keineswegs repräsentativ für die im Versuch stehenden Fische war. Die angegebenen Werte durften aufgrund dieser schwerwiegenden methodischen Mängel nicht verwendet werden.

Für den von **KAUSHIK (1980)** nach 28 Hungertagen festgestellten Proteinverlust von 675 mg/kg und Tag fehlen sowohl Angaben zum verwendeten Fischmaterial als auch zum Versuchsaufbau.

Auch die von **REINITZ (1983)** festgestellte Energie- und Proteinverluste konnten nicht berücksichtigt werden, da die Lebendmasse der Fische unter 6 g lag.

4. EIGENE UNTERSUCHUNGEN

4.1. AUSWERTUNGSMETHODEN

4.1.1. Lebendmasse-, Energie- und Proteinangaben

Werden die Stickstoff- und Energieverluste auf die Lebendmasse zu Versuchsbeginn (VB) bezogen, so wird die Beziehung unterschätzt, da die Lebendmasse abnimmt. Bei Bezug auf die Lebendmasse zu Versuchsende (VE) ist es genau umgekehrt, weil die Fische diese Masse gerade erst erreicht hatten.

Die Abnahme der Lebendmasse im Verlauf einer Hungerperiode war in zahlreichen Untersuchungen durch einen nichtlinearen, (zumindest annäherungsweise) exponentiellen Abfall gekennzeichnet (PHILLIPS et al., 1953, 1960; INUI and OHSHIMA, 1966; KAUSCH, 1968; BRETT et al., 1969; FREDENBURGH, 1970; NIIMI, 1972; PFEFFER et al., 1977; KAUSHIK and LUQUET, 1977a,b; REINITZ, 1983). Nur STAPLES und NOMURA (1976) sowie AKIYAMA und NOSE (1980) erhielten eine lineare Beziehung zwischen Hungerzeitpunkt und Lebendmasse.

Die Abnahmerate $\mathcal{L}$ kann daher analog zur spezifischen Wachstumsrate durch folgenden Ausdruck beschrieben werden:

$$\mathcal{L} = \left| \left((LM_{ti}/LM_{to})^{1/t} - 1 \right) \right| \cdot 100 \quad (7)$$

wobei $LM_{to,ti}$: Lebendmasse [g] zum Zeitpunkt Null bzw. i
t : Zeit [Tage] vom Zeitpunkt Null bis i.

Da sich negative Werte ergeben, ist der Betrag der Wachstumsrate zur Bezeichnung der Abnahmerate zu verwenden.

Deshalb wurde mit Hilfe der Abnahmerate eine mittlere Lebendmasse ($LM_{t/2}$) berechnet. Sie bezeichnet die Lebendmasse zur Versuchsmittle ($t/2$) und entspricht dem geometrischen Mittel¹⁾, wie durch eine entsprechende algebraische Umformung gezeigt werden kann:

$$LM_{t/2} [g] = LM_{VB} \left(1 + \frac{\alpha}{100}\right)^{t/2} = \sqrt{LM_{VB} \cdot LM_{VE}} \quad (8)$$

Die mittlere Lebendmasse findet dann als eine Einflußgröße bei der regressionsanalytischen Auswertung Verwendung. Für die Versuche von PFEFFER und POTTHAST (1977), bei denen nur die Anfangsmassen angegeben waren, wurden die mittleren Lebendmassen über die durchschnittliche Abnahmerate von Fischen ähnlicher Größe und bei vergleichbarer Temperatur bestimmt.

Sofern in den Quellen Energiegehalte noch als Kalorien [cal bzw. kcal] aufgeführt waren, wurden die entsprechenden Werte unter Verwendung eines Umrechnungsfaktors ($1 \text{ J} = 4,184 \cdot 1 \text{ cal}$)²⁾ auf die Einheit Joule bezogen. Die Angaben von Energieverlusten erfolgte somit stets in Joule [J bzw. kJ].

Die angegebenen Energiegehalte dienten als Grundlage zur Berechnung des täglichen Energieverlustes pro Fisch. Die zum Teil beobachtete Abweichung von den (eventuell angegebenen) Originaldaten kann auf unterschiedlichen Rundungen oder auf der Verwendung von genaueren Zahlenwerten als den jeweils angegebenen beruhen. Dennoch wurden die hier aus den angegebenen Originaldaten errechneten Werte verwendet um für alle daraus entwickelten Daten eine übereinstimmende, nachprüfbare Grundlage zu erhalten.

-
- 1) Die exponentiell mit der Zeit erfolgende Abnahme, d.h. die Tatsache, daß die Fische wesentlich länger eine relativ geringe Masse als eine hohe Masse besitzen, wird bei der normalen (arithmetischen) Durchschnittsrechnung, die von einem linearen Abfall der Fischmasse ausgeht, nicht berücksichtigt.
 - 2) Da im einschlägigen deutsch- und englischsprachigem Schrifttum vorwiegend die im angelsächsischen Sprachraum gebräuchliche Rossini-Kalorie ($1 \text{ J} = 4,184 \cdot 1 \text{ cal}$) Verwendung findet, wurde hier dieser Umrechnungsfaktor herangezogen.

Der bombenkalorimetrisch gemessene Energieverlust entspricht den gesamten physikalisch bestimmaren Energieverlusten der Regenbogenforelle. Dabei muß jedoch berücksichtigt werden, daß die bei Proteinabbau für den Fisch nutzbare Energiemenge, d.h. der physiologische Brennwert von Protein, geringer ist als der physikalische, da energiereiche Endprodukte des Proteinstoffwechsels über die Nieren und die Kiemen ausgeschieden werden. Die bombenkalorimetrisch bestimmten Energieverluste wurden deshalb unter Verwendung eines physikalischen Brennwertes des Proteins von 23,66 kJ/g und eines physiologischen Brennwertes von 19,3 kJ/g (BRETT, 1973; SCHWALB-BÜHLING, 1982; SCHWALB-BÜHLING und GROPP, 1982) entsprechend korrigiert. Der N-korrigierte Energieverlust bei Ergebnissen, zu denen keine Angaben zum Stickstoffverlust vorlagen, wurde mit Hilfe von Werten, die aus der Regressionsgleichung für den N-Verlust errechnet wurden, bestimmt.

Die täglichen Stickstoffverluste [mg] pro Fisch errechneten sich analog zu den täglichen Energieverlusten. Die Umrechnung auf Proteinverluste erfolgte mit dem Faktor 6,25.

4.1.2. Statistisch-mathematische Verfahren

Zur Ableitung einer Beziehung zwischen dem täglichen Energie- bzw. Stickstoffverlust [J bzw. mg N/Fisch.Tag] und der Wassertemperatur [$^{\circ}\text{C}$] und der mittleren Lebendmasse [g] erfolgte die Durchführung von multiplen, linearen und nicht-linearen Regressionsanalysen. Dazu wurden die Programmpakete SPSS 9 (BEUTEL und SCHUBÖ, 1983), BMDP (DIXON, 1985) und NAG FORTRAN (1984) sowie CDC-Rechner des Leibniz-Rechenzentrums der Bayerischen Akademie der Wissenschaften benutzt.

Die mathematische Grundlage der angewandten nichtlinearen Regressionsanalyse (HARTLEY, 1961; DRAPER and SMITH, 1966; JENNRICH and SAMPSON, 1968) soll im folgenden kurz erläutert werden.

Das Prinzip der kleinsten Quadrate, auf dem die lineare Regressionsanalyse beruht, läßt sich auf bestimmte nichtlineare Modelle nach einer entsprechenden Linearisierung ebenfalls anwenden. Dabei versteht man unter nichtlinearen Modellen solche, bei denen mindestens einer der zu schätzenden Parameter in nichtlinearer Weise in der Gleichung auftritt, wie zum Beispiel der Parameter b_2 in der folgenden Gleichung:

$$y = b_1 + e^{b_2 \cdot x_1} + b_3 \cdot x_2. \quad (9)$$

Das Ziel dieser nichtlinearen Regressionsmethode, die nach Gauß benannt ist, besteht ebenfalls in der Minimierung der Summe der Abweichungsquadrate

$$S(b) = \sum_{i=1}^n \mathcal{E}_i^2 = \sum_{i=1}^n (y_i - f_i(x, b))^2 \quad (10)$$

wobei n : Anzahl der Fälle,

$f_i(x, b)$: die gewählte Modellfunktion im i -ten Fall mit den unabhängigen Variablen $x = (x_1, x_2, x_3, \dots)$ und den zu bestimmenden Parametern $b = (b_1, b_2, b_3, \dots)$

$\mathcal{E}_i$: die Abweichung im i -ten Fall, gegeben durch folgende Beziehung zwischen Modell und Meßwert

$$y_i = f_i(x, b) + \mathcal{E}_i \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (11)$$

Die Modellfunktion $f(x, b)$ wird hier jedoch ersetzt durch die Taylorentwicklung bis zur ersten Ableitung von f an der Stelle b_0 , wobei b_0 ein geschätzter Anfangswert für die Parameter ist (z.B. $b_0 = (b_{01}, b_{02}, b_{03})$):

$$f(x, b) = f(x, b_0) + \sum_{k=1}^m \left(\frac{\partial f}{\partial b_k} \right)_{b=b_0} \cdot (b_k - b_{0k}) \quad (12)$$

(m : Anzahl der Parameter).

Dadurch erhält man nämlich ein lineares Modell (in Gleichung 12 treten die Parameter b_k nur linear auf!) und kann die Werte für $(b_k - b_{0k})$ mit einer linearen Regression bestimmen. Die Prozedur wird nun mit den neuen Werten $b_1 = (b_k)_{k=1, \dots, m}$ anstelle von b_0 zur Minimierung der neu entstehenden Summe der Abweichungsquadrate wiederholt, und durch Iteration werden die Schätzwerte immer weiter verbessert. Das Iterationsverfahren bricht ab, wenn die Parameterwerte bei einer Iteration, z.B. bei der r -ten im Vergleich zur vorhergehenden (der $(r-1)$ -ten), eine relative Änderung unterhalb der Tolerierungsgrenze, die auf $1,5 \cdot 10^{-8}$ festgesetzt wurde, aufweisen, d.h.

$$\max_{k=1, \dots, m} \frac{b_{rk} - b_{(r-1)k}}{b_{(r-1)k}} \leq 1,5 \cdot 10^{-8}. \quad (13)$$

Ein Nachteil der Gauß'schen Methode ist die Tatsache, daß man nicht die wirkliche Summe der Abweichungsquadrate (Gl. 10), sondern den mit Hilfe von Gleichung 12 erhaltenen Näherungswert minimiert.

Dabei auftretende Probleme werden bei der Marquardt'schen Methode (MARQUARDT, 1963) berücksichtigt und durch einen Korrekturfaktor zu beseitigen versucht. Außerdem werden hier bei jeder Iteration die Schätzwerte für die Parameter mit den Werten verglichen, die durch die sogenannte Steepest Descent-Methode entstehen würden. Letzteres Verfahren beruht auf der Tatsache, daß man mit Hilfe des Gradienten $\left(\frac{\partial S}{\partial b_1}, \dots, \frac{\partial S}{\partial b_m} \right)_{b=b_0}$ lokale Minima (d.h. Minima in der Umgebung von b_0) für die Funktion $S(b)$ der Summe der Abweichungsquadrate bestimmen kann. Durch die Marquardt'sche Methode werden somit die Vorteile der Gauß'schen Methode und des Steepest Descent-Verfahrens kombiniert. Dieses Verfahren wird von den Prozeduren SPSS NONLINEAR und NAG E04HEF benutzt, während das Programm BMDP3R (und wahlweise auch SPSS NONLINEAR) den Gauß'schen Algorithmus verwendet.

Die Regressionsanalysen wurden mit den logarithmierten Daten unter Verwendung der entsprechend transformierten Modelle durchgeführt, um so die Varianzinhomogenität, die durch die unterschiedlichen Gewichtsklassen entstand, auszugleichen. Denn durch diese Transformation kann eine Annäherung an die zur Durchführung einer Regressionsanalyse geforderte Homogenität der Varianz von Y und der Restvarianz $s_{y.x}^2$ (ZAR, 1968; SACHS, 1984) erzielt werden (KERMACK and HALDANE, 1950; GLASS, 1969; BRETT and GLASS, 1973). Sie bewirkt auch eine Überführung von drei der gewählten Modelle in eine lineare Form (vergl. Gl. 15, 16, 17 bzw. 15a, 16a, 17a).

Bei gleicher Anzahl von Freiheitsgraden erlaubt der Vergleich sowohl der Summe der Abweichungsquadrate als auch der Standardfehler der Schätzung ($s_{y.x}$) eine Beurteilung der Schätzgenauigkeit von mehreren Modellfunktionen. Der Standardfehler der Schätzung ist ein Maß für den Fehler, den man bei der Schätzung oder Voraussage von Y aus vorgegebenen Werten X macht und wird nach folgender Formel erhalten (SACHS, 1984):

$$s_{y.x} = \sqrt{\frac{\sum (y - \hat{y})^2}{FG}} = \sqrt{\frac{S(b)}{n-m}} \quad (14)$$

wobei FG : Freiheitsgrade

$\hat{y}$: geschätzter Wert

y : gemessener Wert.

Ändert sich jedoch der Stichprobenumfang oder die Anzahl der zu schätzenden Parameter (und damit die Anzahl der Freiheitsgrade), gibt nur noch der Standardfehler der Schätzung eine vergleichbare Auskunft über die Voraussagegenauigkeiten von verschiedenen Funktionen bzw. einer Funktion bei verschiedener Fallanzahl. Demzufolge wurde er als ein Entscheidungskriterium zur Auswahl einer vorhersagefähigen Funktion gewählt.

Die Darstellung des Einflusses der Lebendmasse auf Stoffwechselgrößen durch eine Potenzfunktion wurde übereinstimmend als angebracht bestätigt und fand deshalb auch in der vorliegen-

den Arbeit Verwendung. Sofern die Temperaturabhängigkeit formelmäßig beschrieben wurde, fand vor allem eine exponentielle Funktion der Temperatur Anwendung (WOHLSCHLAG and JULIANO, 1959; URSIN, 1963, 1967, 1979; PALOHEIMO and DICKIE, 1965, 1966a,b; KELSO, 1972; STAUFFER, 1973; ELLIOTT, 1975b, 1976a,b,c, 1979; DAVIES and MASSEY, 1977; WURTSBAUGH and DAVIS, 1977; HOGENDOORN, 1983; FROM and RASMUSSEN, 1984; GROPP, 1986). CAULTON (1978) schlug die in Modell 2 ausgedrückte Potenzfunktion vor, während HOGENDOORN et al. (1983) von der "flexiblen Hoerl-Funktion" (DANIEL and WOOD, 1971) ausgingen, welche im Prinzip eine Kombination der beiden erstgenannten Funktionen ist. In Modell 4 erfolgte eine doppelt-exponentielle Berücksichtigung der Wassertemperatur:

$$\text{Modell 1 : } Y = a \cdot LM^b \cdot c^T = a \cdot LM^b \cdot e^{\ln c \cdot T} \quad (15)$$

$$\text{Modell 2 : } Y = a \cdot LM^b \cdot T^c \quad (16)$$

$$\text{Modell 3 : } Y = a \cdot LM^b \cdot T^c \cdot d^T \quad (17)$$

$$\text{Modell 4 : } Y = a \cdot LM^b \cdot e^{(c^T)} = a \cdot LM^b \cdot e^{(e^{\ln c \cdot T})} \quad (18)$$

wobei Y : N-Verlust [mg N/Fisch·Tag]
 LM : Lebendmasse [g]
 T : Wassertemperatur [°C].

Die den Berechnungen zugrundegelegten logarithmierten Modelle lauten entsprechend:

$$\begin{aligned} \text{Modell 1' : } \log Y &= \log a + b \cdot \log LM + T \cdot \log c = \\ &= \log a + b \cdot \log LM + T \cdot \ln c / \ln 10 \end{aligned} \quad (15a)$$

$$\text{Modell 2' : } \log Y = \log a + b \cdot \log LM + c \cdot \log T \quad (16a)$$

$$\text{Modell 3' : } \log Y = \log a + b \cdot \log LM + c \cdot \log T + T \cdot \log c \quad (17a)$$

$$\begin{aligned} \text{Modell 4' : } \log Y &= \log a + b \cdot \log LM + c^T / \ln 10 = \\ &= \log a + b \cdot \log LM + e^{\ln c \cdot T} / \ln 10. \end{aligned} \quad (18a)$$

4.2. ERGEBNISSE

Die aus den Originaldaten errechneten täglichen Stickstoff-, Energie- und N-korrigierten Energieverluste pro Fisch sind zusammen mit der dazugehörigen mittleren Lebendmasse und der Wassertemperatur im Anhang, Tabelle A2, aufgelistet. Die Reihenfolge der Fälle entspricht derjenigen in Tabelle A1, so daß Vergleiche möglich sind. Allerdings wurden 3 Datensätze von SCHWALB-BÜHLING (1982) noch hinzugenommen, da diese Ergebnisse unter den gleichen Bedingungen wie ihre übrigen entstanden waren, aber für diese Werte keine Angabe der Ausgangs- und Endgehalte an Protein und Energie erfolgte. Der Wert von 0,81 mg N-Verlust/Fisch und Tag, der sich bei der Gruppe mit der geringsten Anfangsmasse bei GARRE (1977) errechnet, wurde weggelassen, da er extrem niedrig erscheint, so daß Zweifel an seiner Gültigkeit angebracht sind.

Aus Tabelle A1 ergibt sich, daß nur 4 Fälle für den Temperaturbereich von 5-9°C zur Verfügung stehen (die dazu noch aus der gleichen Quelle stammen). Da diese Anzahl für eine gesicherte Aussage zur Temperaturabhängigkeit zu gering ist, konnten sie bei der regressionsanalytischen Auswertung nicht berücksichtigt werden und sind daher in Tabelle A2 nicht aufgeführt.

4.2.1. Proteinverluste im Hunger

Die Ergebnisse der Überprüfung einer Abhängigkeit des Protein- bzw. Fettgehaltes des Tierkörpers von der Lebendmasse sind aus Tabelle 5 ersichtlich. Weder der prozentuale Protein- noch der prozentuale Fettgehalt der Trockensubstanz zeigen eine signifikante Abhängigkeit von der Lebendmasse. Der Korrelationskoeffizient für den Energiegehalt der Trockensubstanz, stellvertretend für den Fettgehalt gewählt, da für letzteren nur wenige Werte zur Verfügung standen, ist zwar höher, aber auf dem 5%-Niveau besteht kein Zusammenhang zwischen dem Energiegehalt und der Lebendmasse.

Tabelle 5: PRÜFUNG AUF VORHANDENSEIN EINER ABHÄNGIGKEIT
DES PROTEIN-, FETT- BZW. ENERGIEGEHALTES VON
DER LEBENDMASSE

Abhängige Variable	Zahl der Fälle	Mittel- wert	Korr.- koeff.	Signifikanz ($p \leq 0,05$)
Protein	38	59,92 ¹⁾	0,0024	n.s.
Fett	25	29,12 ¹⁾	0,0715	n.s.
Energie	54	5,72 ²⁾	0,2236	n.s.

1) [% der Trockensubstanz] 2) [kJ/g Trockensubstanz]

Zur Untersuchung des Temperatureinflusses erfolgte analog der Gleichung 2 mittels einer einfachen, linearen Regressionsanalyse die Ermittlung eines "vorläufigen" Gewichtsexponenten von 0,817. Die in Abbildung 2a und 2b dargestellten täglichen N-Verluste wurden mit Hilfe dieses Gewichtsexponenten auf ein metabolisches Körpergewicht von einem Gramm bezogen und die um 10, 15 und 20°C gehäuften Werte zusammengefaßt, so daß nur der jeweilige Mittelwert (mit Standardabweichung) aufgetragen ist.

Die N-Verluste sind mit steigender Temperatur ebenfalls erhöht, wobei sich die Mittelwerte der N-Verluste der 10- und 15-Grad-Klasse nicht so stark unterscheiden, wie die der 15- und 20-Grad-Klasse (Abb. 2a). Den Mittelwerten könnte eine nichtlineare exponentielle oder annäherungsweise auch eine lineare Kurve zugeordnet werden. Aus der in Abbildung 2b erfolgten halblogarithmischen Darstellung werden die relativen Veränderungen der N-Verluste ersichtlich. Der in Abbildung 2a vorhandene Trend ist auch hier wiederzufinden und weist auf einen mit steigender Temperatur erhöhten Temperaturkoeffizienten hin.

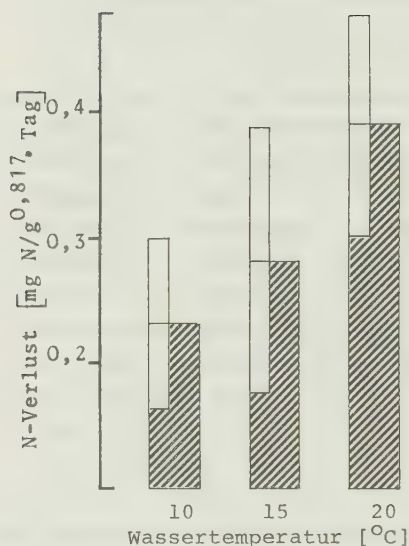


Abbildung 2a:

TÄGLICHE N-VERLUSTE PRO EIN GRAMM METABOLISCHES KÖRPERGEWICHT FÜR DREI TEMPERATURKLASSEN

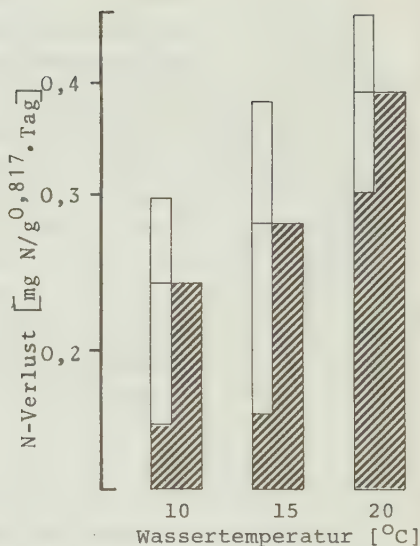


Abbildung 2b:

TÄGLICHE N-VERLUSTE PRO EIN GRAMM METABOLISCHES KÖRPERGEWICHT FÜR DREI TEMPERATURKLASSEN; Halblogarithmische Darstellung

Legende:



Mittelwert



Standardabweichung

Ausgehend von Abbildung 2 wurden die vier Modelle (vergl. Gl. 15-18) verglichen. Die Ergebnisse der durchgeführten Regressionsanalysen sind aus Tabelle 6 ersichtlich. Alle Modelle waren hoch signifikant ($p < 0,001$).

Tabelle 6: VERGLEICH DER SCHÄTZGENAUIGKEIT VERSCHIEDENER
MODELLFUNKTIONEN

Modell Nr.	Parameterwerte			Standard- fehler $s_{y.x}$	mult. Bestimm- theitsmaß
	a	b	c (d) ¹⁾		
1	0,1483	0,744	1,062	0,1686	0,814
2	0,0417	0,741	0,814	0,1706	0,809
3	7,121	0,762	-2,422 (1,259) ¹⁾	0,1680	0,820
4	0,0645	0,745	1,037	0,1677	0,820

1) Parameterwert d der Gleichung 17a

Die schrittweise lineare Regression der Modelle 1-3 ergab eine starke Abhängigkeit der N-Verluste von der Lebendmasse (partieller Korrelationskoeffizient von 0,875) und eine wesentlich geringere Abhängigkeit von der Wassertemperatur. Dennoch erbrachte die Berücksichtigung des Temperatureinflusses eine signifikante Verbesserung der jeweiligen Gleichung. Dagegen resultierte die Hinzunahme eines zweiten Temperaturtermes, wie sie in Modell 3 erfolgte, zwar in einem geringfügig höheren Bestimmtheitsmaß, nicht aber in einer signifikant besseren Beschreibung des Zusammenhangs zwischen diesen Größen, weshalb dieses Modell ausgeschieden wurde.

Modell 2 wies einen höheren Standardfehler auf als die Modelle 1 und 4, so daß die beiden letzteren in die engere Auswahl kamen. Der Standardfehler und das Bestimmtheitsmaß bei der einfachen und der doppelten e-Funktion der Wassertemperatur unterschieden sich weniger stark, so daß diese Modelle gleichwertig erscheinen könnten. Da der Standardfehler jedoch den logarithmisch transformierten Daten entspricht, sind kleine Unterschiede auch schon bedeutsam. Aus Abbildung 2b

folgt außerdem, daß eine Anhebung der Temperatur im niedrigen Temperaturbereich geringer erhöhte N-Verluste nach sich zieht als eine entsprechende Temperaturanhebung im höheren Temperaturbereich. Da dies aber nur durch die doppelt exponentielle Berücksichtigung der Temperatur ausgedrückt wird (Modell 1 ergibt einen konstanten Temperaturkoeffizienten), wurde Modell 4 bevorzugt.

Die Überprüfung der bezüglich ihrer Vergleichbarkeit als fragwürdig eingestuften Ergebnisse (vergl. 3.2.) erfolgte anhand dieses Modells. Die Ergebnisse von NOSE (1961; Fall 28 im Anhang, Tab. A2) sowie von PFEFFER und POTTHAST (1977) bei 61 und 91 Tagen Hungerdauer (Fall 31 und 32 im Anhang, Tab. A2) wichen nicht von den übrigen Ergebnissen ab. Dies zeigte sich bei einem Vergleich der jeweiligen Schätzgenauigkeiten. Die Hinzunahme von Fall 28, Fall 31 bzw. Fall 31 und 32 ergab einen geringeren Standardfehler (0,1660, 0,1660 bzw. 0,1641), was auf eine gute Übereinstimmung mit den anderen Ergebnissen hinweist. Dagegen ließ der schon vom Autor kritisch betrachtete Fall 1 (GARRE, 1977) diese Übereinstimmung missen. Die Addition dieses Falles resultierte in einer deutlich verschlechterten Schätzgenauigkeit (0,1714).

Demzufolge wurden nur die erstgenannten Fälle für die regressionsanalytische Betrachtung hinzugenommen, wobei sich dann die folgende, hoch signifikante Gleichung mit einem Standardfehler von 0,1625 sowie einem multiplen, nichtlinearen Bestimmtheitsmaß von 0,826 ergab:

$$\text{N-Verlust [mg N/Fisch} \cdot \text{Tag]} = 0,0658 \cdot e^{(1,037^T)} \cdot \text{LM}^{0,739} \quad (19)$$

bzw.

$$\text{Proteinverlust [mg/F} \cdot \text{Tag]} = 0,411 \cdot e^{(1,037^T)} \cdot \text{LM}^{0,739}. \quad (19a)$$

Für den N-Verlust betragen die 95%-Vertrauensbereiche der einzelnen (im logarithmisch transformierten Modell) geschätzten Parameter $-1,182 \pm 0,214$, $1,037 \pm 0,013$ bzw. $0,739 \pm 0,115$.

Aus Abbildung 3 sind die relativen Abweichungen (Bezugseinheit = $1 s_{y,x}$) der gemessenen N-Verluste von den mit der Gleichung 19 geschätzten N-Verlusten ersichtlich. Während die Werte von NOSE (1961), HUISMAN (1976), PFEFFER und POTTHAST (1977) sowie FROM und RASMUSSEN (1984) mehr oder weniger stark um die geschätzte Kurve schwanken, weisen die anderen Residuen deutliche versuchsbezogene Trends auf. Die N-Verluste nach GARRE (1977) und SCHWALB-BÜHLING (1982) sind im Vergleich zu den anderen Ergebnissen deutlich überhöht, während sie bei VENS-CAPPELL (1983) extrem niedrig liegen. Obwohl unter den gleichen Versuchsbedingungen entstanden, weisen die Ergebnisse von SCHWARZBACH (1981) und SCHWALB-BÜHLING (1982) unterschiedliche Abweichungsrichtungen auf.

Die Erhöhung des Polynomgrades des exponentiellen Temperaturtermes von Modell 4 in der folgenden Weise

$$\text{Modell 5: } y = a \cdot LM^b \cdot e^{(lnc \cdot T + d \cdot T^2)} \quad (20)$$

bzw.

$$\text{Modell 6: } y = a \cdot LM^b \cdot e^{(lnc \cdot T + d \cdot T^2 + f \cdot T^3)} \quad (21)$$

erhöhte die Schätzgenauigkeit nicht (0,1630 bzw. 0,1649).

Deshalb ist Modell 4 (mit den Parametern von Gleichung 19) sowohl zur Beschreibung der vorliegenden Daten als auch zur Voraussage als am genauesten anzusehen.

Die sich aus Gleichung 19 ergebenden Temperaturkoeffizienten lassen sich für jeden 1-Grad-Schritt (T nach $T+1$) einfach errechnen ($Q_1 = e^{(0,037 \cdot 1,037^T)}$) und sind in Tabelle 7 für den Temperaturbereich von 9-20°C aufgeführt.

Fall-Nr.

```

2          *****
3          *****
4          *****
5          ****
6          *****
7          *****
8          ****
9          *****
10         *****
11         *****
12         *
13         *****
14         ****
15         *****
16         *****
17         *****
18         *****
19         *****
20         *****
21         *****
22         ****
23         **
24         *****
25         *
26         ****
27         ****
28         **
29         ****
30         ***
31         ****
32         *****
33         *****
34         *****
35         *****
36         *****
37         *****
38         **
39         *****
40         **
41         *****
42         **
43         *****
44         *****
45         *****
46         *****
47         *****
48         *****
49         ****
50         *****
51         **

```

-2	-1	0	+1	+2
Relative Abweichung		[Abs. Abweichung/s _{y.x}]		

Abbildung 3: RELATIVE ABWEICHUNGEN DER MESSWERTE VON DEN GESCHÄTZTEN TÄGLICHEN N-VERLUSTEN IM HUNGER

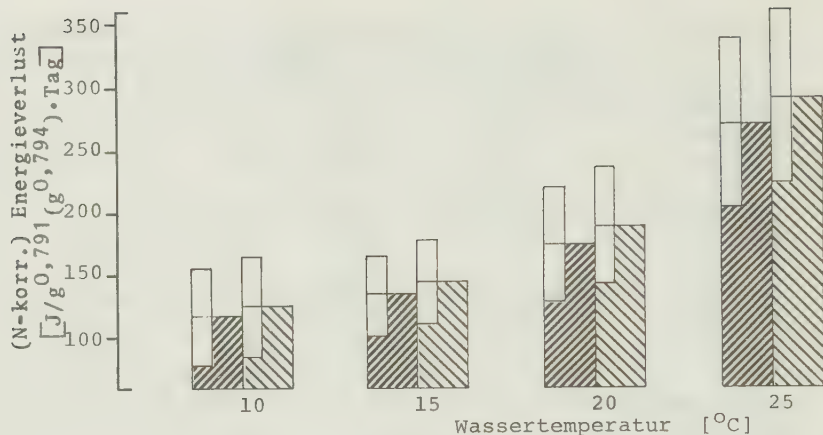
Tabelle 7: TEMPERATURKOEFFIZIENTEN ZUR BESCHREIBUNG DER ABHÄNGIGKEIT DES N-VERLUSTES IM HUNGER FÜR DEN TEMPERATURBEREICH VON 9-20°C

Wasser- temp. [°C]	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15
Q_1	1,051	1,053	1,055	1,057	1,059	1,061
Wasser- temp. [°C]						
		15-16	16-17	17-18	18-19	19-20
Q_1		1,063	1,065	1,068	1,070	1,073

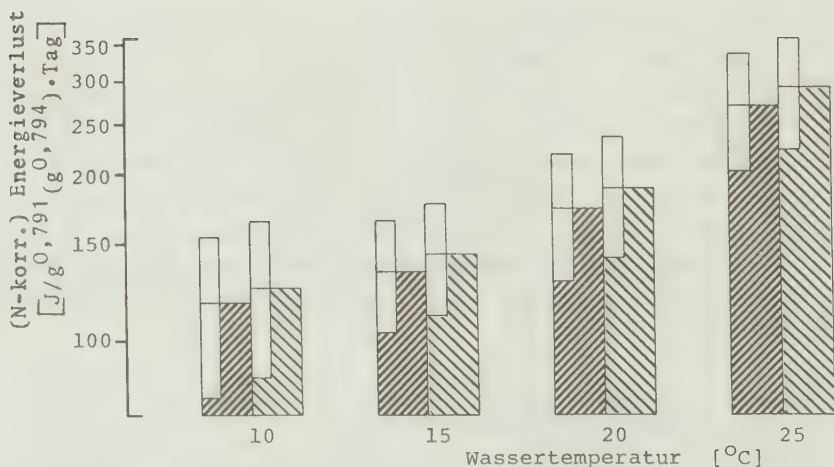
Das Stoffwechsellniveau bezüglich des N-Verlustes im Hunger, $a_N(T)$, läßt sich gemäß dem Temperaturterm von Gleichung 19 darstellen. Aus Abbildung 6 (Seite 84) folgt dafür ein mit steigender Wassertemperatur ständig ansteigender Verlauf. Zur unmittelbaren Vergleichbarkeit mit dem Verhalten des Stoffwechsellniveaus bezüglich des N-korrigierten Energieverlustes im Hunger, $a_E(T)$, erfolgte die Darstellung in einem gemeinsamen Schaubild, und der $a_N(T)$ -Wert wurde über den untersuchten Bereich hinaus bis zu einer Wassertemperatur von 25°C extrapoliert.

4.2.2. Energieverluste im Hunger

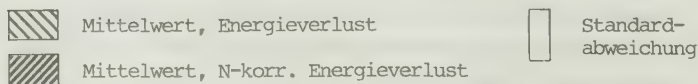
Der "vorläufige", nach Gleichung 2 unter Nichtberücksichtigung der Wassertemperatur bestimmte Gewichtsexponent bezüglich der N-korrigierten Energieverluste ergab einen Wert von 0,794 (bzw. 0,791 bezüglich der gesamten Energieverluste). Er diente zur Ermittlung des mittleren täglichen Energieverlustes pro ein Gramm metabolisches Körpergewicht für die vier Temperaturklassen (Abb. 4a,b). Aus beiden Abbildungen ist



Abbildungung 4a: TÄGLICHE (N-KORR.) ENERGIEVERLUSTE PRO EIN GRAMM METABOLISCHES KÖRPERGEWICHT FÜR VIER TEMPERATURKLASSEN



Abbildungung 4a: TÄGLICHE (N-KORR.) ENERGIEVERLUSTE PRO EIN GRAMM METABOLISCHES KÖRPERGEWICHT FÜR VIER TEMPERATURKLASSEN; Halblogarithmische Darstellung



sowohl bezüglich des Energieverlustes als auch des N-korrigierten Energieverlustes ein deutlicher nichtlinearer Anstieg erkennbar. Für das Temperaturintervall von 20 bis 25°C ist dies besonders ausgeprägt.

Die Überprüfung der Schätzgenauigkeit der Modelle 1-6 (Gl. 15-18, 20-21; vergl. 4.2.1.) führte zu den in Tabelle 8a und 8b aufgeführten Ergebnissen. Die Zielgröße Y steht für den täglichen N-korrigierten Energieverlust pro Forelle (Tab. 8a) bzw. den gesamten täglichen Energieverlust pro Forelle (Tab. 8b). Die Modelle waren jeweils bezüglich der Voraussagegenauigkeit hochsignifikant ($p \leq 0,001$).

Tabelle 8: VERGLEICH DER SCHÄTZGENAUIGKEIT VERSCHIEDENER MODELLFUNKTIONEN

Modell Nr.	a	Parameterwerte b c		d (f) ¹⁾	Standard- fehler s _{y.x}	mult. Bestimmt- heitsmaß
a) Bezüglich des N-korrigierten Energieverlustes						
1	51,18	0,820	1,061	-	0,1195	0,881
2	12,03	0,797	0,909	-	0,1266	0,867
3	420,5	0,810	-1,166	1,139	0,1191	0,884
4	22,09	0,833	1,034	-	0,1166	0,887
5	35,17	0,868	0,965	0,00235	0,1137	0,895
6	65,01	0,869	0,731	0,0221 (-0,000374) ¹⁾	0,1140	0,896
b) Bezüglich des gesamten Energieverlustes						
1	54,69	0,817	1,061	-	0,1162	0,887
2	12,63	0,793	0,920	-	0,1234	0,872
3	433,3	0,806	-1,145	1,138	0,1158	0,889
4	23,68	0,830	1,034	-	0,1132	0,892
5	37,08	0,864	0,969	0,00224	0,1104	0,900
6	71,75	0,865	0,710	0,0245 (-0,000425) ¹⁾	0,1106	0,901

1) Parameterwert f der Gleichung 21

Modell 1, das eine lineare Abhängigkeit der (N-korr.) Energieverluste von relativen Temperaturveränderungen ausdrückt, und Modell 3 waren nach Modell 2 mit dem größten Schätzfehler gegenüber den doppelt-exponentiellen Modellen (Nr. 4-6) verbunden. Durch die Erhöhung des Grades des Polynoms im Argument der e-Funktion der Temperatur (Modell 4-6) stieg sowohl das multiple nichtlineare Bestimmtheitsmaß als auch die Schätzgenauigkeit, wobei jedoch die Berücksichtigung der dritten Potenz der Temperatur den Schätzfehler wieder leicht ansteigen ließ. Aber die Wahrscheinlichkeit für eine verbesserte Schätzgenauigkeit gegenüber Modell 4 war durch diese in den Modellen 5 und 6 vorgenommene Erhöhung des Polynomgrades auf dem 5%-Niveau nicht signifikant.

Ebenso wie beim N-Verlust erwies sich daher (von den betrachteten Modellen) das Modell 4 sowohl zur treffenden Beschreibung der stattgefundenen (N-korr.) Energieverluste als auch zu ihrer Vorhersage am besten geeignet.

Die nach 61 und 91 Tagen Futterentzug festgestellten N-korrigierten Energieverluste (PFEFFER und POTTHAST, 1977; Fall Nr. 31 und 32) wiesen im Vergleich zu den übrigen, nach maximal 30 Hungertagen bestimmten N-korrigierten Energieverlusten eine deutliche Abweichung nach unten auf; die auf den Standardfehler bezogenen relativen Residuen betrugen -1,4 für Fall 31 und -1,3 für Fall 32. Dies verdeutlichte sich auch in einer Erhöhung des Standardfehlers; bei Hinzunahme von Fall 31 bzw. Fall 31 und 32 betrug er 0,1174 bzw. 0,1178. Die unerklärliche Zunahme des Fettgehaltes während des Hungerns drückte sich für die Gruppe A von GARRE (1977; Fall Nr. 1) erwartungsgemäß in einem, im Vergleich zu den übrigen, als Kontrolle verwendeten Daten, stark erniedrigten (N-korr.) Energieverlust aus. Die Addition dieses Falles hätte ebenfalls den Standardfehler der Schätzung deutlich erhöht (0,1180). Aufgrund der durch diesen Vergleich bestätigten Zweifel an der Übereinstimmung dieser Fälle mit den Kontrollwerten fanden die Fälle 1, 31 und 32 bezüglich der (N-korr.) Energieverluste keine Berücksichtigung.

Die geschätzten Parameter des Modells 4 erfuhren daher keine Veränderung gegenüber den in Tabelle 8 aufgeführten Werten und die Gleichung zur Schätzung des (N-korr.) Energieverlustes kann folgendermaßen dargestellt werden:

$$\text{N-korrigierter Energieverlust} = 22,09 \cdot e^{(1,034^T)} \cdot \text{LM}^{0,833} \quad (22)$$

[J/Fisch·Tag]

$$\text{Gesamter Energieverlust} = 23,68 \cdot e^{(1,034^T)} \cdot \text{LM}^{0,830} \quad (23)$$

[J/Fisch·Tag].

Die 95%-Vertrauensbereiche der einzelnen geschätzten Parameter des logarithmisch transformierten Modells betragen für den N-korrigierten Energieverlust $1,344 \pm 0,157$, $1,034 \pm 0,005$ bzw. $0,833 \pm 0,081$ und für den gesamten Energieverlust $1,374 \pm 0,153$, $1,034 \pm 0,005$ bzw. $0,830 \pm 0,079$.

Die Residuen bezüglich des N-korrigierten Energieverlustes weisen eine stärkere Streuung auf als die des N-Verlustes, wie aus Abbildung 5 hervorgeht. Auffällig sind vor allem die starken negativen Abweichungen der Fälle 5 und 6 (GARRE, 1977) sowie die entgegengesetzten der Fälle 16-24, die alle auf Ergebnissen von SCHWALB-BÜHLING (1982) beruhen.

Die Residuen der bei gleicher Versuchsanordnung wie bei SCHWALB-BÜHLING (1982) entstandenen Werte der Fälle 7-15 (SCHWARZBACH, 1981) sind dagegen überwiegend negativ, wenn auch der Trend nicht so deutlich ist wie bezüglich des N-Verlustes. Die in den Untersuchungen von VENS-CAPPELL (1983) sowie FROM und RASMUSSEN (1984) festgestellten Energieverluste zeigen eine unterschiedlich hohe Abweichung in beiden Richtungen, während die von HUISMAN (1976) sowie PFEFFER und POTTHAST (1977) gemessenen N-korrigierten Energieverluste von Gleichung 22 überschätzt werden.



Abbildung 5: RELATIVE ABWEICHUNGEN DER MESSWERTE VON DEN GESCHÄTZTEN TÄGLICHEN N-KORRIGIERTEN ENERGIEVERLUSTEN IM HUNGER

Die von Gleichung 22 abgeleiteten Temperaturkoeffizienten für Erhöhung der Temperatur um jeweils ein Grad (T nach $T+1$) können für den Temperaturbereich von $9-25^{\circ}\text{C}$ der Tabelle 9 entnommen oder für jedes beliebige Temperaturintervall von einem Grad leicht berechnet werden ($Q_1 = e^{(0,034 \cdot 1,034^T)}$). Mit steigender Wassertemperatur ergibt sich auch ein Anwachsen des Q_1 -Wertes.

Tabelle 9: TEMPERATURKOEFFIZIENTEN ZUR BESCHREIBUNG DER ABHÄNGIGKEIT DES N-KORRIGIERTEN ENERGIEVERLUSTES IM HUNGER FÜR DEN TEMPERATURBEREICH VON $9-25^{\circ}\text{C}$

Wasser-temp. [$^{\circ}\text{C}$]	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16	16-17
Q_1	1,047	1,049	1,050	1,052	1,054	1,056	1,058	1,060
Wasser-temp. [$^{\circ}\text{C}$]	17-18	18-19	19-20	20-21	21-22	22-23	23-24	24-25
Q_1	1,062	1,064	1,066	1,069	1,071	1,074	1,076	1,079

Das Verhalten des temperaturabhängigen Stoffwechsellniveaus bezüglich der N-korrigierten Energieverluste im Hunger, $a_E(T)$, ist in Abbildung 6 für den untersuchten Temperaturbereich dargestellt. Da sich die Stoffwechsellniveaus aus Gleichung 22 bzw. 19 herleiten lassen, entsprechen beide einer monoton steigenden exponentiellen Funktion der Wassertemperatur. Dabei weist $a_N(T)$ eine geringfügig stärkere Steigung auf als $a_E(T)$, wie auch aus dem Vergleich der Werte für den Temperaturparameter c (vergl. Gl. 19 und 22) folgt.

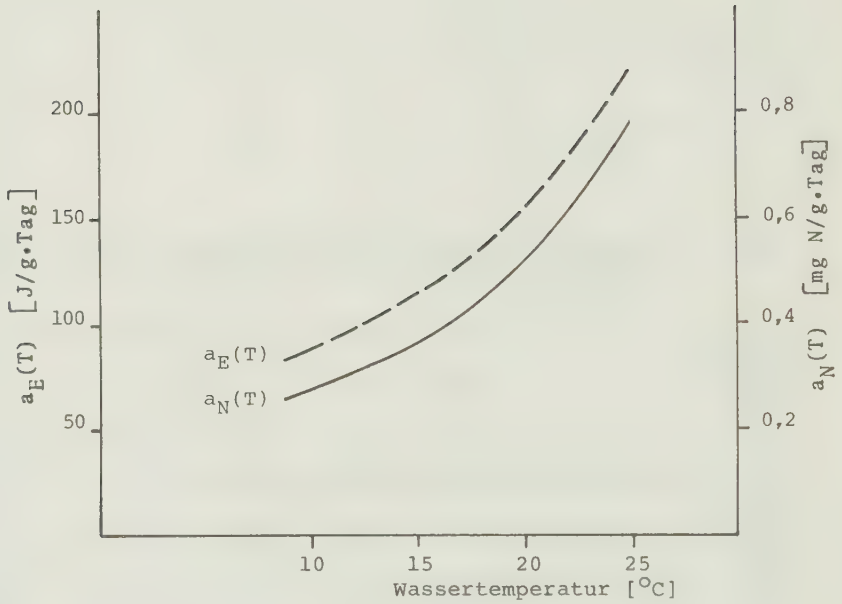


Abbildung 6: STOFFWECHSELNIVEAU BEZÜGLICH DES N-VERLUSTES ($a_N(T)$) UND DES N-KORRIGIERTEN ENERGIEVERLUSTES ($a_E(T)$) IM HUNGER IN ABHÄNGIGKEIT VON DER WASSERTEMPERATUR

5. DISKUSSION

5.1. AUSWAHLKRITERIEN

Obwohl die ausgewählten Versuche die für eine methodisch einwandfreie Untersuchung mehrfach geforderte Standardisierung (GROPP, 1979; UTNE, 1979) vermissen lassen, ist ein Vergleich der Ergebnisse erlaubt, da durch die angewendeten Kriterien eine Übereinstimmung bezüglich der wichtigsten Faktoren angestrebt wurde.

Durch die Zusammenfassung von Ergebnissen aus verschiedenen Versuchen beruht die Untersuchung jedoch zwangsläufig auf einem inhomogenen Tiermaterial. Dies zeigt sich deutlich an der Beziehung zwischen der Lebendmasse und den Rohnährstoffgehalten der Trockensubstanz, für die in einzelnen Untersuchungen - im Gegensatz zur vorliegenden Arbeit - jeweils deutliche Abhängigkeiten vorhanden waren. Die Aussagefähigkeit wird dadurch jedoch nicht eingeschränkt; vielmehr erhöht sich die Verallgemeinerungsfähigkeit, da die ermittelten Werte zum Protein- und Energieerhaltungsbedarf ebenfalls auf (unter den Verhältnissen der Teichwirtschaft) verschiedene, insgesamt inhomogene Forellenstämme übertragbar sein sollen.

Der größte Unsicherheitsfaktor bei der vergleichenden Schlachtkörperanalyse, welche in allen ausgewählten Versuchen als Grundlage zur Bestimmung der Hungerverluste diente, stellt die Übertragbarkeit der Körperanalysendaten der Kontrollgruppe (zu Versuchsbeginn) auf die Versuchsgruppen dar (SONDERMANN et al., 1985). Dies zeigt sich beispielhaft an den Versuchen von STAPLES und NOMURA (1976), welche wegen der offensichtlichen mangelhaften Repräsentanz der Körpersubstanzgehalte der Kontrollgruppen ausgeklammert werden mußten. Neben der Auswahl von Daten, die auf identischen analytischen Verfahren beruhen, wurde jedoch Wert auf eine ausreichende Anzahl von zur Körpersubstanzanalyse verwendeten Fischen aus

Kontroll- und Versuchsgruppe gelegt, um die Auswirkungen von zufälligen individuellen Schwankungen gering zu halten. Deshalb erfolgte auch der Ausschluß von einigen Ergebnissen von FROM und RASMUSSEN (1984), weil dort zum Teil nur ein oder zwei Fische zur Analyse herangezogen worden waren.

5.2. STATISTISCHE AUSWERTUNG

Die Schätzung der Parameter der einzelnen Modelle beruhte auf den logarithmisch transformierten Werten der Lebendmasse, des Energie- und Proteinverlustes (und in Modell 2 und 3 auch der Wassertemperatur). Dementsprechend wurden den Berechnungen auch die transformierten Modellgleichungen zugrundegelegt (vergl. 4.2.1.).

Zwischen der iterativen, nichtlinearen Schätzung der Parameter aus den Rohdaten und der Parameterschätzung aus den logarithmisch transformierten Daten besteht jedoch ein Unterschied (KRÜGER, 1963, 1964; ZAR, 1968; GLASS, 1969). Während, zum Beispiel, von Gleichung 1 ausgehend die Summe der Abweichungsquadrate der Rohdaten (siehe (24), vergl. Gl. 11) minimiert wird, führt die logarithmisch transformierte Gleichung 2 zur Minimierung der aus den logarithmierten Werten entstehenden Abweichungen (siehe (25)):

$$\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2 \longrightarrow \text{Min.} \quad (24)$$

$$\sum_{i=1}^n (\log y_i - \widehat{\log y_i})^2 \longrightarrow \text{Min.} \quad (25)$$

wobei n: Anzahl der Fälle

y_i : Meßwert

$\hat{y}_i$: Schätzwert für y_i

$\widehat{\log y_i}$: Schätzwert für $\log y_i$.

Obwohl die Gleichungen 1 und 2 mathematisch gesehen äquivalent sind, gilt dies nicht bezüglich der statistischen Auswertung nach der Methode der kleinsten Quadrate, wie aus dem Vergleich von (24) mit (25) hervorgeht.

Entsprechenderweise hatte KRÜGER (1963, 1964) auch eine Diskrepanz zwischen den nach beiden Methoden geschätzten Parameterwerten bezüglich des Sauerstoffverbrauches (vergl. Gl. 3) festgestellt. Die unter direkter Verwendung der Rohdaten gewonnenen Schätzwerte lehnte der Untersucher jedoch ab, weil sie "irreführend" seien und "sich bei der graphischen Kontrolle als unbrauchbar erwiesen" (KRÜGER, 1963, 1964). Der Autor wählte stattdessen die zweite Methode zu ihrer Berechnung, weil sie "bessere Ergebnisse ergibt" (KRÜGER, 1963), "was darin begründet sein dürfte, daß die Parameter selbst keine konstanten Größen darstellen, sondern um einen gewissen Mittelwert schwanken, wobei die Abweichungen für alle Meßwerte prozentual die gleichen sind" (KRÜGER, 1964). Letzteres wurde von GLASS (1969) bestätigt, der ebenfalls betonte, daß durch die logarithmische Transformation (im Vergleich zu den Rohdaten) den an kleinen Fischen gewonnenen Meßwerten relativ mehr Gewicht verliehen wird.

Für die vorliegenden Daten ergab sich ebenfalls ein deutlicher Unterschied in Abhängigkeit von der gewählten Methode. Die Verwendung der logarithmierten Daten für Modell 4' (Gl. 18a) ergab die in Gleichung 19 bzw. 22 genannten Werte, während die direkte Verwendung der im Anhang, Tabelle A2, aufgelisteten Daten für Modell 4 (Gl. 18) zu folgenden Ergebnissen führte:

$$\begin{aligned} \text{N- Verlust} &= 0,0212 \cdot e^{(1,029^T)} \cdot LM^{1,037} & (26) \\ &[\text{mg N/Fisch} \cdot \text{Tag}] \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{N-korr. Energieverlust} &= 25,82 \cdot e^{(\bar{1},031^T)} \cdot LM^{0,828} & (27) \\ &[\text{J/Fisch} \cdot \text{Tag}]. \end{aligned}$$

Auffällig ist vor allem der große Unterschied bezüglich des Gewichtsexponenten beim N-Verlust, welcher auf eine direkte Gewichtsproportionalität hindeuten würde, während sich beim N-korrigierten Energieverlust weniger stark schwankende Parameterwerte ergaben.

Die erneute Auswertung der klassischen Daten von KLEIBER (1932, 1947) zum Grundumsatz im Verhältnis zur Lebendmasse (Gl. 1 und 2) ergab die in Tabelle 10 aufgelisteten Ergebnisse. Während die Übereinstimmung für die Werte von 1947 recht gut war, traten bei den Daten von 1932, wohl auch durch die geringe Fallanzahl bedingt, größere Unterschiede auf. Der im wesentlichen auf diesen Werten beruhende, für die interspezifische Grundumsatzformel bei Säugetieren anerkannte Gewichtsexponent von 0,75 wird auch bei nichtlinearer Berechnung größenordnungsmäßig erhalten.

Tabelle 10: SCHÄTZUNG DER PARAMETERWERTE DER STOFFWECHSELGLEICHUNG IM EXPONENTIELLEN UND IM LOGARITHMISCH TRANSFORMIERTEN MODELL:
Vergleich am Beispiel der Daten
von KLEIBER (1932, 1947)

Jahr	Fallanzahl	Rohdaten, exponentiell		Logarithmen, linear	
		a	b	a	b
1932	10	113	0,668	73,6	0,739
1947	26	63,9	0,768	67,1	0,756

Die Methode der Wahl kann über die Betrachtung des Fehlerterms (ε_i) und damit der Varianz der Zielgröße gefunden werden (ZAR, 1968; GLASS, 1969). Bei einem multiplikativen Fehler (Bezeichnungen wie in Gl. 10)

$$y_i = (f_i(x,b)) \cdot \varepsilon_i \quad (28)$$

ist eine logarithmische Transformation nicht nur möglich, sondern zur Bestimmung der Parameterwerte nach der Methode der kleinsten Quadrate auch völlig korrekt:

$$\log y_i = \log(f_i(x,b)) + \log \varepsilon_i. \quad (29)$$

Andererseits kann bei einem additiv auftretenden Fehler diese Transformation nicht vorgenommen werden:

$$y_i = f_i(x,b) + \varepsilon_i. \quad (30)$$

Am Beispiel von Stoffwechseldaten über den Rotlachs, welche von BRETT in 10 Jahren der Forschungstätigkeit akkumuliert worden waren, zeigten BRETT und GLASS (1973), daß die Varianzhomogenität bei den Logarithmen der Sauerstoffverbrauchswerte gewährleistet war, nicht aber bei den Rohdaten. Die herbeigeführte Homoskedastizität werteten die Autoren als Beleg für einen multiplikativ eingehenden Fehler und führten die unter dieser Voraussetzung berechnete Berechnung gemäß (25) durch (ZAR, 1968; GLASS, 1969). Dies steht in Übereinstimmung mit der Beobachtung, daß die meist heteroskedastischen, schief verteilten biologischen Daten durch die logarithmische Transformation der Forderung nach annähernder Varianzgleichheit und Normalverteilung besser gerecht werden (KERMACK and HALDANE, 1950; SACHS, 1984). Eine analoge Aufteilung der vorliegenden Daten nach Temperatur- und Gewichtsklassen und Vergleich der Varianzen verbot sich jedoch, da die sich ergebende geringe Anzahl der Stichproben in den einzelnen Klassen für eine Varianzanalyse keine gesicherte Grundlage darstellte.

RICKER (1979) empfahl für die Berechnung der Parameterwerte bezüglich von Stoffwechseldaten bei Fischen ebenfalls die logarithmische Transformation. Aufgrund der Tatsache, daß sich die biologische Variabilität bei größeren Fischen absolut gesehen größer auswirke, sei auch der entstehende Fehler multiplikativ.

Bei der Beurteilung der Art des Fehlers im Zusammenhang mit Körpersubstanzanalysen fällt - auch unter Nichtbeachtung des Arguments der "biologischen Variabilität" - ebenfalls ein multiplikatives Fehlerelement auf. Sowohl zur Bestimmung des Trockensubstanz- als auch des Protein- und Energiegehaltes werden keine aliquoten, sondern, unabhängig von der Lebendmasse, konstante Probenmengen verwendet. Ein bei der Analyse (oder bei einer Stichprobe, die nicht für die Versuchsgruppe repräsentativ ist) auftretender Fehler wirkt sich daher bei größeren Fischen absolut gesehen weit stärker aus als bei kleineren, prozentual gesehen ist er jedoch gleich.

Die angewandte logarithmische Transformation war aufgrund dieser Hinweise für das Vorliegen eines multiplikativen Fehlers erforderlich und angebracht. Die derart gewonnenen Ergebnisse können deshalb im Vergleich zu den direkt über die Rohdaten gewonnenen Schätzwerten als zuverlässiger betrachtet werden.

5.3. PROTEIN- UND ENERGIEVERLUSTE IM HUNGER

Bei Teichversuchen kann nicht von streng kontrollierbaren Versuchsbedingungen ausgegangen werden, insbesondere die Gewährleistung des tatsächlich stattgefundenen Futterentzuges ist fraglich. Die Überschätzung der Ergebnisse von PFEFFER und POTTHAST (1977) und der N-korrigierten Energieverluste der Fälle 5 und 6 (GARRE, 1977) könnten darin ihre Ursache haben.

Dagegen überraschen die im Vergleich zu den anderen Versuchen recht hohen Protein- (N-) Verluste, die von GARRE (1977) festgestellt wurden (Fall 2-4). Die etwas unter dem Durchschnitt liegenden Fettkonzentrationen im Gesamtkörper dieser Gruppen, die in einer vermehrten Verbrennung von Körperprotein zur Energiegewinnung resultieren würden, können diese überhöhten Verluste jedoch kaum erklären, da zu Versuchsende noch beachtliche Fettreserven vorhanden waren. Ein vom Autor zu hoch angesetzter Mittelwert der Wassertemperatur ($14,5^{\circ}\text{C}$), die zwischen 10 und 16°C schwankte, wäre aber mit einer noch stärkeren Überschätzung des Proteinverlustes verbunden. Im Falle einer Unterschätzung der Wassertemperatur, d.h. bei Unterstellung von durchschnittlich 16°C , werden immer noch relative Abweichungen von über einem Standardfehler erreicht.

Eine weitere Ursache für die hohen N-Verluste der Fälle 2-4 und die niedrigen N-korrigierten Energieverluste der zwei niedrigsten Gewichtsklassen (Fall 5 und 6) von GARRE (1977) liegt möglicherweise in der Verwendung von nicht einheitlichem Fischmaterial aus verschiedenen Jahrgängen. Diese Inhomogenität drückte sich auch in deutlich unterschiedlichen Rohnährstoff- und Energiegehalten aus. BRETT et al. (1969) ermittelten an Rotlachssetzlingen von $6,5$ g Lebendmasse während einer 99-tägigen Hungerperiode bei 15°C eine Abnahmerate von $0,6$. Die Wiederholung des Versuches mit etwa gleich schweren Fischen eines anderen Jahrganges ein Jahr später führte zu einer um die Hälfte reduzierten Abnahmerate und ergab bei 20°C für $6,8$ g schwere Fische eine niedrigere Abnahmerate als ein Jahr zuvor bei 15°C festgestellt worden war.

Die Arbeiten von SCHWARZBACH (1981) und SCHWALB-BÜHLING (1982) entstanden unter identischen Versuchsbedingungen. Bezüglich der Protein- und (N-korr.) Energieverluste waren die Abweichungstendenzen jedoch entgegengesetzt gerichtet. In der vom Jahrgang der verwendeten Fische (bzw. von einem

unterschiedlichen Alter bei gleicher Lebendmasse) abhängigen Variation der Ergebnisse könnte dieser Widerspruch seine Erklärung finden. Die hohen Verluste der schwersten Fische bei SCHWALB-BÜHLING (1982) stehen möglicherweise mit den dort beobachteten Revierkämpfen im Zusammenhang.

Die Beobachtung, daß der Energiebedarf für Erhaltung und der Routinemetabolismus bei erhöhter Fischanzahl pro Volumeneinheit anstieg (BROCKSEN, 1966; LI and BROCKSEN, 1977), konnte für die Protein- und Energieverluste bezüglich der Besatzdichte [g/l] nicht bestätigt werden. Die Residuen wiesen keine signifikante ($p > 0,05$) Abhängigkeit von der jeweiligen Besatzdichte auf. Dies wird auch aus einem Vergleich der Ergebnisse von SCHWARZBACH (1981), SCHWALB-BÜHLING (1982) und VENS-CAPPELL (1983) deutlich, welche unter ähnlichen (hohen) Besatzdichten erzielt wurden. Die Gegenüberstellung der bei sehr unterschiedlichen Besatzdichten von SCHWALB-BÜHLING (1982) und GAPRE (1977) erzielten gleichgerichteten Ergebnisse zum Proteinverlust lassen ebenfalls diesen Schluß zu.

Im Vergleich zu den extrem niedrigen Proteinverlusten bestätigen die N-korrigierten Energieverluste den Verdacht, daß sich die Fische im Versuch von VENS-CAPPELL (1983; Fall 33-38) möglicherweise in einem über dem Routinemetabolismus gelegenen Aktivitätsniveau befanden. Aber gegenüber den aus anderen Untersuchungen stammenden Werten zum N-korrigierten Energieverlust sind die stattgefundenen Verluste gerade durchschnittlich. Falls daraus geschlossen werden darf, daß sich die Fische im Routinemetabolismus befanden, stellt sich die Frage nach der Ursache für die niedrigen Proteinverluste. Aus dem Versuchsaufbau wird dafür keine Erklärung ersichtlich. Und die Beobachtung, daß die Wassertemperatur an zwei Tagen auf 10°C absank, führt bei entsprechender Berücksichtigung nur zu einer geringfügig kleineren Abweichung.

Bei den Ergebnissen von FROM und RASMUSSEN (1984) lassen sich dagegen keine derartigen Muster herausarbeiten. Diese Werte spiegeln möglicherweise zufällige Schwankungen und/oder die mit der Gesamtkörperanalyse verbundenen Fehler wider.

Für die einzelnen, bei 5°C Wassertemperatur festgestellten Verluste (vergl. Anhang, Tabelle A1; nach FROM und RASMUSSEN, 1984) erfolgte ein Vergleich mit den Schätzwerten nach den Gleichungen 19 und 22. Aus Tabelle 11 wird eine zum Teil recht deutliche Überschätzung der analysierten Verluste an N-korrigierter Energie und Protein ersichtlich. Die Frage, ob diese niedrigen Verluste bei einer tieferen Temperatur einen systematischen Hintergrund besitzen oder nur zufällig entstanden sind, kann aufgrund dieser wenigen Ergebnisse jedoch nicht beantwortet werden, sondern bedarf noch weiterer Untersuchungen.

Tabelle 11: VERGLEICH DER GEMESSENEN UND GESCHÄTZTEN
N-KORRIGIERTEN ENERGIE- UND PROTEINVERLUSTE
BEI EINER Wassertemperatur VON 5°C
(Nach Ergebnissen von FROM und RASMUSSEN, 1984)

Mittl. Lebend-		16,3	24,0	32,4	63,0
masse [g]					
N-korr.	gemessen	712	549	1025	1098
Energieverlust	geschätzt	738	1017	1304	2270
[J/Fisch Tag]					
Proteinverlust	gemessen	8,6	9,6	7,6	10,5
[mg/Fisch Tag]	geschätzt	10,7	14,3	17,8	29,1

Die errechneten Temperaturkoeffizienten bezüglich des N-korrigierten Energieverlustes und des Proteinverlustes liegen höher als die entsprechenden Koeffizienten bei SCHWALB-BÜHLING (1982) und GROPP (1986). Sie stimmen jedoch recht gut mit den von SCHWALB-BÜHLING (1982) über den Sauerstoffverbrauch ermittelten Q_1 -Werten bezüglich des Routinemetabolismus überein.

5.4. PROTEINERHALTUNGSBEDARF

Die Übertragbarkeit der Proteinverluste im Hunger auf den Netto-Proteinerhaltungsbedarf ist nicht ohne Einschränkungen möglich.

Der analog zur Verminderung des Sauerstoffverbrauches festgestellte Abfall der Stickstoffexkretion im Hunger deutet darauf hin, daß sich der Proteinumsatz den verminderten Anforderungen im Hunger (keine Proteinzufuhr) anpaßt und ebenfalls absinkt. Die Stickstoffausscheidung erreichte bei Regenbogenforellen jedoch meist innerhalb einer Woche ein konstantes Niveau (vergl. Tab. 4). In der ersten Woche des Futterentzuges wurden beim Karpfen auch höhere Körperproteinverluste als im nachfolgenden Monat ermittelt (SCHWARZ et al., 1984a).

Bei den Ergebnissen von PFEFFER und POTTHAST (1977) errechnet sich unter der (vereinfachenden) Annahme eines Brennwertes von 39,5 kJ/g Fett und 19,2 kJ/g Protein mit zunehmender Versuchsdauer (30, 61, 91 Tage) ein kontinuierlich steigender Anteil der Proteinenergie am Gesamtenergieverlust (28,8, 32,9 und 37,4%). Dennoch wichen diese Ergebnisse nicht von den anderen, nach maximal 29 Hungertagen festgestellten Proteinverlusten ab. Dies kann als Hinweis dafür gewertet werden, daß die Proteinverluste bald ein konstantes Niveau erreichten, während die Energieverluste noch weiter absanken. Somit ergäben sich bei gleichbleibenden abgebauten Proteinmengen aber relativ höhere Anteile.

Der Gesamtproteinstoffwechsel erfährt jedoch insofern eine Veränderung, als die (auf die Gewebemasse und die Syntheserate bezogene) relative Proteinabbaurate bei Regenbogenforellen nach der ersten Woche des Futterentzuges anstieg (um etwa 400%). Sie lag auch nach vier Wochen noch höher als zu Versuchsbeginn (LOUGHNA and GOLDSPIK, 1984).

Bedingt durch diese Einschränkung des Proteinumsatzes im Hunger entsprechen die Verluste an Körperprotein nur einem Hungerminimum. Die über Hungerversuche ermittelten Werte unterschätzen folglich den bei höherer Leistung entstehenden Erhaltungsbedarf, da der Gesamt-Protein-Turnover (und somit die endogenen Verluste) bei höherer Versorgung (Proteinzufuhr) ansteigt. Deshalb wird ein leistungsabhängiger Zuschlag erforderlich, um den aus Hungerversuchen abgeleiteten, minimalen Netto-Proteinerhaltungsbedarf entsprechend zu korrigieren.

Daneben ist zur Schätzung des Erhaltungsbedarfes bei Fütterung noch der Darmverluststickstoff zu berücksichtigen. Über seine Höhe liegen jedoch nur wenige verlässliche, meist sehr unterschiedliche Angaben vor, die keine allgemeinen Schlußfolgerungen zulassen, solange keine weiteren Ergebnisse vorhanden sind.

Der von GROPP (1986) angegebene Netto-Proteinerhaltungsbedarf in Höhe von 566 mg Protein/1000 g und Tag bzw. 93 mg/100 g und Tag (bei 15°C) liegt höher als der sich aus Gleichung 19a ergebende Wert von 381 mg Protein/1000 g und Tag bzw. 70 mg Protein/100 g und Tag, ebenso wie der von ihm geschätzte Gewichtsexponent (0,785 gegenüber 0,739).

Unterschiede im Gewichtsexponenten zeichnen auch dafür verantwortlich, daß der Netto-Proteinerhaltungsbedarf nach PFEFFER und POTTHAST (1977) für einen 1000 g-Fisch unter- und für einen 100 g-Fisch überschätzt wird, da diese Autoren von einer direkten Gewichtsproportionalität ausgingen.

Der in Gleichung 19 genannte Gewichtsexponent ist jedoch identisch mit dem von FROM und RASMUSSEN (1984) unter Berücksichtigung des Fütterungs- und Temperatureinflusses ermittelten Wert bezüglich der NH_3 -Ausscheidung.

Die von KAUSHIK und LUQUET (1984) erhaltene direkte Gewichtsproportionalität bezieht sich dagegen auf den Bruttoerhaltungsbedarf. Außerdem ermittelten die Untersucher diesen Wert durch Interpolation der Lebendmasseveränderungen auf Nullansatz, der aber nicht zwangsläufig auch einer ausgeglichenen N-Bilanz entspricht.

Der von OGINO et al. (1980) festgestellte Gewichtsexponent von 1,0 kann nicht vorbehaltlos angenommen werden, da die Autoren die Versuche bei unterschiedlichen Temperaturen durchgeführt hatten, diesen Faktor jedoch unberücksichtigt ließen.

Der Einfluß der Temperatur auf den Proteinerhaltungsbedarf ließ sich in Übereinstimmung mit Ergebnissen zur N-Ausscheidung (ELLIOTT, 1976b; PAULSON, 1980; FROM and RASMUSSEN, 1984) als eine exponentielle Beziehung darstellen, wobei jedoch die in Gleichung 18 vorgenommene Modifikation eine verbesserte Beschreibung erlaubte.

Der über Hungerversuche ermittelte, minimale Netto-Protein-erhaltungsbedarf für einen Fisch mit einer Lebendmasse von 100 g (metabolische Körpergröße: $100^{0,739}$ g) ist exemplarisch für drei Wassertemperaturen (10, 15 und 20°C) in Tabelle 12 aufgeführt.

Eine Extrapolation über den angegebenen Temperaturbereich hinaus sollte jedoch sowohl bezüglich des Netto-Protein- als auch des Netto-Energieerhaltungsbedarfes nicht vorgenommen werden, da im Bereich der oberen und unteren Letaltemperatur aufgrund des erwartbar starken Einflusses anderer Faktoren diese Beziehung keine Gültigkeit mehr besitzen kann. Deshalb

Tabelle 12: AUS HUNGERVERSUCHEN ABGELEITETER, MINIMALER
NETTO-PROTEINERHALTUNGSBEDARF FÜR EINE 100
GRAMM SCHWERE REGENBOGENFORELLE

Wassertemp. [°C]	10	15	20
Netto-Protein- erhaltungsbedarf [mg/Fisch·Tag]	52,05	69,31	97,73

kann es auch nicht als nachteilig bewertet werden, daß sich nach Gleichung 19 (bzw. 22) für eine Temperatur von 0°C ein von Null verschiedener Funktionswert ergibt, zumal Salmoniden bei dieser Temperatur noch leben können (ELLIOTT, 1981).

5.5. ENERGIEERHALTUNGSBEDARF

Bei der Schätzung des Netto-Energieerhaltungsbedarfes anhand von Ergebnissen aus Hungerversuchen stellt ebenfalls die Senkung des Stoffwechsellniveaus, welche unter anderem auf einen Rückgang der Spontanaktivität zurückgeführt wurde (BEAMISH, 1964a; KAUSCH, 1968), einen zu berücksichtigenden Faktor dar. Außerdem wird der mit der (Erhaltungs-) Fütterung verbundene höhere Energieumsatz, bedingt durch Futteraufnahme sowie damit einhergehende Aggressivität und Verdauungstätigkeit, bei der Bestimmung der Energieverluste im Hunger nicht erfaßt.

Der über den Sauerstoffverbrauch bestimmte Rückgang des Energieumsatzes im Hunger betrug 15 - 40% (BEAMISH, 1964a; MANN, 1968; DICKSON and KRAMER, 1971) und BRETT (1970a) vermutete eine Senkung um 20%. Deshalb scheint es erforderlich, einen Korrekturfaktor einzufügen, der dem Rechnung trägt. GROPP (1986) verwendete dafür einen Wert von 30%, der im Vergleich zu diesen Zahlen akzeptabel erscheint.

HUISMAN (1976), PFEFFER und POTTHAST (1977) sowie PFEFFER (1978) bezogen die Hungerverluste an Körperenergie dagegen direkt auf die für Erhaltung benötigte Nettoenergie. SCHWARZ und KIRCHGEßNER (1984) stießen für den Karpfen ebenfalls auf dieses Problem und lehnten aufgrund der "hohen Streubreite der Versuchsdaten ... in der überhöhte Energieverluste mit enthalten sind" einen zuvor geforderten Zuschlag ab. Die Streuung der Daten, auf denen die Gleichung 22 beruht, ist zwar ebenfalls erheblich (dies zeigt sich auch in Abbildung 5), aber dies allein läßt eine ähnliche Schlußfolgerung nicht zu. Andererseits könnte durch einen inkorrekten Zuschlag ein zusätzlicher Fehler eingeführt werden, da zu seiner genauen Höhe doch nur wenige Hinweise vorliegen.

Angesichts dieses Konfliktes scheint es angebracht, die aus den Körperenergieverlusten beim Futterentzug festgestellten Werte mit den angeführten Vorbehalten vorerst als repräsentativ für den minimalen Netto-Energieerhaltungsbedarf anzusehen. Weitere Anhaltspunkte zur Klärung dieser Frage, insbesondere zur Höhe eines leistungsabhängigen Zuschlages, könnte die Kombination von Gasstoffwechsel- und Gesamtkörperanalysen in Verbindung mit Fütterungs- und Hungerversuchen liefern. Diese ermöglichten auch eine genauere Beurteilung der Energieverwertung, wobei der von HUISMAN (1976) gewählte Ansatz Verwendung finden könnte.

Aus Tabelle 13 ist der minimale Netto-Energieerhaltungsbedarf beispielhaft für vier Wassertemperaturen (10, 15, 20 und 25°C) sowie einer Fischlebensmasse von 100 g ersichtlich.

Tabelle 13: AUS HUNGERVERSUCHEN ABGELEITETER, MINIMALER
NETTO-ENERGIEERHALTUNGSBEDARF FÜR EINE 100
GRAMM SCHWERE REGENBOGENFORELLE

Wassertemp. [°C]	10	15	20	25
Netto-Energie- erhaltungsbedarf [kJ/Fisch·Tag]	4,139	5,337	7,208	10,281

Der Gewichtsexponent in Höhe von 0,833 ist erheblich niedriger als die von SCHWALB-BÜHLING (1982) sowie FROM und RASMUSSEN (1984) anhand anderer Gleichungstypen ermittelten Werte von 0,975 und 0,93; aber er zeigt eine gute Übereinstimmung mit den in Tabelle 1 genannten Werten bezüglich des Routine- und Standardmetabolismus.

Ein Vergleich mit Angaben anderer Autoren zum Netto-Energieerhaltungsbedarf ist kaum möglich, weil diese meist auf die verdauliche oder umsetzbare Energie bezogen wurden. Da exakte Aussagen über die Energieverwertung jedoch, wie erwähnt, noch nicht getroffen werden können, verbietet sich eine entsprechende Umrechnung.

Der von PFEFFER (1978) genannte (und im wesentlichen auf den Hungerversuchen von GARRE (1977) beruhende) Wert von 42,5 kJ/1000 g und Tag bei einer Wassertemperatur von 15°C liegt etwas höher als sich aus Gleichung 22 ergibt (36,3 kJ/1000 g und Tag). Die Auswirkung eines unterschiedlichen Gewichtsexponenten - PFEFFER (1978) geht von einer direkten Gewichts-

proportionalität aus - wird jedoch bei Bezug auf einen 100 g-Fisch deutlich: 4,25 gegenüber 5,34 kJ/100 g und Tag. Nun liegt die Schätzung nach Gleichung 22 höher als der entsprechende Wert von PFEFFER (1978).

Ähnliches kann auch für die Angaben von GROPP (1986) gezeigt werden, der den von SCHWALB-BÜHLING (1982) errechneten Gewichtsexponenten verwendete, wobei die beiden Schätzungen für einen ca. 50 g schweren Fisch übereinstimmen.

Die von CHO et al. (1976) sowie CHO und SLINGER (1980) über den Sauerstoffverbrauch gefundenen Werte (59-63 kJ/kg bei 96 - 145 g schweren Fischen bzw. 64 kJ/kg bei 47 - 136 g Lebendmasse; Wassertemperatur 15°C) liegen in derselben Größenordnung (5,17 - 7,27 bzw. 2,84 - 6,89 kJ/Fisch und Tag; nach Gleichung 22).

Bei der Schätzung der für Erhaltung genutzten und der für Ansatz verwendeten Anteile der Nettoenergie eines bestimmten Futters muß der jeweilige Verwertungsgrad der Bruttoenergie beachtet werden. ECKHARDT (1981) erwog für den Karpfen die Möglichkeit, daß der Teilwirkungsgrad der Energie für Erhaltung höher liege als der Teilwirkungsgrad für Ansatz. Falls dies auch für die Regenbogenforelle zutrifft, würde bei der vereinfachenden Annahme, daß der Teilwirkungsgrad für Erhaltung dem für Ansatz gleichgesetzt werden kann, der Fehler, der durch die Unterschätzung des Netto-Energieerhaltungsbedarfes bei der Ableitung aus Hungerversuchen entstanden ist, wieder (teilweise) ausgeglichen. Dies ist auch der Grund, weshalb die Futterbewertungssysteme beim Wiederkäuer nicht vom Erhaltungs- sondern vom Grundumsatz, der nach der Kleiber'schen Grundumsatzformel berechnet wird, ausgehen.

Die Gewichtsexponenten bezüglich des Netto-Protein- und Netto-Energieerhaltungsbedarfes sind nicht signifikant verschieden ($p > 0,05$). Deshalb stellt sich die Frage, ob ein

gemeinsamer Gewichtsexponent, der die Lebendmasseabhängigkeit des Gesamtstoffwechsels ausdrückt, gefunden werden kann, oder ob sich diese Überschneidung nur aus dem immer noch relativ geringen Datenmaterial ergab.

Für praktische Belange jedenfalls wäre es erstrebenswert, eine Übereinkunft bezüglich eines einheitlichen Gewichtsexponenten zu treffen. Ausgehend von einem gemeinsamen Wert von 0,8 (= 4/5) ergeben sich folgende Beziehungen (Bezeichnungen und Dimension wie in Gl. 19a und 22):

$$\text{Netto-Proteinerhaltungsbedarf} = 0,336 \cdot e^{(1,035^T)} \cdot LM^{0,8} \quad (31)$$
$$(s_{y.x} = 0,1646; B = 0,821)$$

$$\text{Netto-Energieerhaltungsbedarf} = 25,21 \cdot e^{(1,034^T)} \cdot LM^{0,8} \quad (32)$$
$$(s_{y.x} = 0,1175; B = 0,884)$$

Eine Vereinfachung im Sinne eines gemeinsamen Gewichtsexponenten allein für die Regenbogenforelle vorzunehmen, bringt somit doch einen erhöhten Fehler mit sich. Diese Generalisierung erhielte jedoch dann einen Sinn, wenn sie auch bei anderen teichwirtschaftlich bedeutsamen Fischarten anwendbar wäre und damit zu einem interspezifisch gültigen Gewichtsexponenten führen würde. Deshalb kann die in den Gleichungen 31 und 32 zum Ausdruck kommende Überlegung dazu nur einen Einzelbeitrag darstellen.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Verschiedene Literaturquellen wurden im Hinblick auf die beim Futterentzug aufgetretenen Körpersubstanzverluste von Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri* Richardson) untersucht, wobei die Protein- (N-) und Energieverluste im Vordergrund standen.

Sowohl die Protein- als auch die Energieverluste zeigten eine deutliche Abhängigkeit von der Lebendmasse (LM; g) und der Wassertemperatur (T; °C). Zur Beschreibung dieser Beziehung wurden mehrere Modelle verglichen. Die Schätzung der Parameterwerte erfolgte im logarithmisch transformierten Modell mittels einer nichtlinearen Regressionsanalyse. Die folgenden Regressionsgleichungen erlaubten die jeweils beste Schätzung:

$$\text{N-Verlust [mg N/Fisch} \cdot \text{Tag]} = 0,0658 \cdot e^{(1,037^T)} \cdot \text{LM}^{0,739} \\ (n = 49, 9\text{-}20^\circ\text{C}, 5\text{-}400 \text{ g}, p \leq 0,001, B = 0,826)$$

$$\text{N-korr. Energieverlust [J/Fisch} \cdot \text{Tag]} = 22,09 \cdot e^{(1,034^T)} \cdot \text{LM}^{0,833} \\ (n = 63, 9\text{-}25^\circ\text{C}, 8\text{-}400 \text{ g}, p \leq 0,001, B = 0,887).$$

Bei einzelnen Autoren ergaben sich deutliche systematische Abweichungen von den mit Hilfe dieser Gleichungen geschätzten Verlusten, die wahrscheinlich weniger methodisch bedingt und deshalb vor allem auf Unterschiede im verwendeten Fischmaterial zurückgeführt wurden.

Bei einer Wassertemperatur von 10, 15 und 20°C betrug das Stoffwechsellniveau bezüglich des N-Verlustes 0,277, 0,369 und 0,520 [mg N/g^{0,739}·Tag] sowie bezüglich des N-korrigierten Energieverlustes 89,3, 115,2 und 155,5 [J/g^{0,833}·Tag].

Die Schätzung des Netto-Protein- und Netto-Energieerhaltungsbedarfes erfolgte anhand dieser Gleichungen, wobei mögliche Einschränkungen, insbesondere ein erforderlicher leistungsabhängiger Zuschlag diskutiert wurden.

SUMMARY

Investigations on the protein and energy maintenance requirements of the rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson): An estimation of the starvation losses.

Various literature sources have been analyzed with regard to the losses of body substances occurring during a period of food deprivation in the rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). Emphasis was given to the protein (nitrogen) and energy losses.

The protein as well as the energy losses showed a distinct dependence on body mass (BM; g) and water temperature ($T; ^\circ\text{C}$). Several regression models for the description of this relationship have been compared. The parameters were estimated in the logarithmically transformed model using a nonlinear regression analysis. The following regression equations yielded the best estimation for each of the two models:

$$\text{Nitrogen loss [mg N/fish}\cdot\text{day]} = 0.0658 \cdot e^{(1.037T)} \cdot \text{LM}^{0.739} \\ (n = 49, 9\text{--}20^\circ\text{C}, 5\text{--}400 \text{ g}, p \leq 0.001, B = 0.826)$$

$$\text{N-corr. energy loss [J/fish}\cdot\text{day]} = 22.09 \cdot e^{(1.034T)} \cdot \text{LM}^{0.833} \\ (n = 63, 9\text{--}25^\circ\text{C}, 8\text{--}400 \text{ g}, p \leq 0.001, B = 0.887).$$

The results of particular authors showed distinct systematic residuals from the losses which were estimated using the above equations. These residuals were attributed mainly to differences in the fish material used, since they were not likely to be an artifact of the experimental method.

For the nitrogen loss the metabolic levels at water temperatures of 10, 15 and 20°C were 0.277, 0.369 and 0.520 [mg N/g^{0.739}·day]. For the nitrogen-corrected energy loss the levels amounted to 89.3, 115.2 and 155.3 [J/g^{0.833}·day].

An estimation of the net protein and net energy maintenance requirements was done using these equations. Thereby possible limitations, especially a necessary performance-dependent additional charge, have been discussed.

7. LITERATURVERZEICHNIS

AKIYAMA, T. and T. NOSE, 1980

Changes in body weight, condition factor and body composition of fingerling chum salmon with various sizes during starvation.

Bull. Natl. Res. Inst. Aquaculture 1, 71-78

ALBRECHT, M.-L., 1966

Das Hungervermögen des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.).

Dt. Fisch. Ztg. 13, 340-344

ALBRECHT, M.-L., 1969

Physiologische Ergebnisse der Warmwasseraufzucht von Satzkapfen (*Cyprinus carpio* L.) in Netzkäfigen.

Z. Fischerei N.F. 17, 367-386

ALBRECHT, M.-L., 1970

Physiologische Ergebnisse der Warmwasseraufzucht von Speisekarpfen (*Cyprinus carpio* L.) in Netzkäfigen.

Z. Fischerei N.F. 18, 15-34

ALBRECHT, M.-L., 1974

Der Sauerstoffverbrauch der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*).

Z. Binnenfischerei DDR 21, 53-61

ALLEN, K.O., 1974

Effects of stocking density and water exchange rate on growth and survival of channel catfish *Ictalurus punctatus* (Rafinesque) in circular tanks.

Aquaculture 4, 29-39

ANDREWS, J.W., L.H. KNIGHT, J.W. PAGE, Y. MATSUDA and E.E. BROWN, 1971

Interactions of stocking density and water turnover on growth and food conversion of channel catfish reared in intensively stocked tanks.

Progr. Fish Cult. 33, 197-203

ATHERTON, W.D. and A. AITKEN, 1970

Growth, nitrogen metabolism and fat metabolism in *Salmo gairdneri*, Rich.

Comp. Biochem. Physiol. 36, 719-747

AVERETT, R.C., 1969

Influence of temperature on energy and material utilization by juvenile coho salmon.

Ph. D. Thesis, Oregon State University, Corvallis

BARLOW, G.W., 1962

Intra- and interspecific differences in rate of oxygen consumption in gobiid fishes of the genus *Gillichthys*.

Biol. Bull. 121, 209-229

BASU, S.P., 1959

Active respiration of fish in relation to ambient concentrations of oxygen and carbon dioxide.

J. Fish. Res. Board Can. 16, 175-212

BEAMISH, F.W.H., 1964a

Influence of starvation on standard and routine oxygen consumption.

Trans. Am. Fish. Soc. 93, 103-107

BEAMISH, F.W.H., 1964b

Seasonal changes in the standard rate of oxygen consumption of fishes.

Can. J. Zool. 42, 189-194

BEAMISH, F.W.H., 1964c

Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. II. Influence of weight and temperature on respiration of several species.

Can. J. Zool. 42, 177-188

BEAMISH, F.W.H., 1964d

Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. III. Influence of oxygen.

Can. J. Zool. 42, 355-366

BEAMISH, F.W.H., 1964e

Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. IV. Influence of carbon dioxide and oxygen.

Can. J. Zool. 42, 847-856

BEAMISH, F.W.H., 1970

Oxygen consumption of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in relation to swimming speed and temperature.

Can. J. Zool. 48, 1221-1228

BEAMISH, F.W.H. and L.M. DICKIE, 1967

Metabolism and biological production in fish.

In: *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*, pp. 215-242 (Ed. S. GERKING), Blackwell, Oxford

BEAMISH, F.W.H. and P.S. MOOKHERJII, 1964

Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. I. Influence of weight and temperature on respiration of goldfish, *Carassius auratus* L.

Can. J. Zool. 42, 161-175

BEAMISH, F.W.H., A.J. NIIMI and P.F.K.P. LETT, 1975

Bioenergetics of teleost fishes: Environmental influences.

In: *Comparative Physiology - Functional Aspects of Structural Materials*, pp. 187-209 (Eds. L. BOLIS, H.P. MADDRELL and K. SCHMIDT-NIELSEN), North-Holland Publishing Company, Amsterdam

- BEAMISH, F.W.H. and E. THOMAS, 1984**
Effects of dietary protein and lipid on nitrogen losses in rainbow trout, *Salmo gairdneri*.
Aquaculture 41, 359-371
- BERTALANFFY, L. von, 1951**
Metabolic types and growth types.
Am. Naturalist 85, 111-117
- BERTALANFFY, L. von, 1957**
Quantitative laws in metabolism and growth.
Q. Rev. Biol. 32, 217-231
- BEUTEL, P. und W. SCHUBÖ, 1983**
SPSS 9. Statistik-Programm-System für die Sozialwissenschaften, 4.Auflage.
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart und New York
- BIERTHER, M., 1970**
Die Chloridzellen des Stichlings.
Z. Zellforsch. 107, 421-446
- BILINSKI, E. and L.J. GARDNER, 1968**
Effect of starvation on free fatty acid level in blood plasma and muscular tissue of rainbow trout (*Salmo gairdneri*).
J. Fish. Res. Board Can. 25, 1555-1560
- BIRKETT, L., 1969**
The nitrogen balance in plaice, sole and perch.
J. exp. Biol. 50, 375-386
- BLACK, E.C., N.J. BOSOMWORTH and G.E. DOCHERTY, 1966**
Combined effect of starvation and severe exercise on glycogen metabolism of rainbow trout, *Salmo gairdneri*.
J. Fish. Res. Board Can. 23, 1461-1463
- BLACK, I., 1986**
Endogene N-Verluste über den Hautschleim von Regenbogenforellen (*S. gairdneri* R.).
Diss. med. vet., Universität München
- BLAXTER, K.L, J.L. CLAPPERTON and F.W. WAINMAN, 1966**
The extent of differences between six British breeds of sheep in their metabolism, feed intake and utilization, and resistance to climatic stress.
Br. J. Nutr. 20, 283-294
- BLAZKA, P., 1958**
The anaerobic metabolism of fish.
Physiol. Zoöl. 31, 117-128
- BLAZKA, P., M. VOLF and M. CEPALA, 1960**
A new type of respirometer for the determination of the metabolism of fish in an active state.
Physiol. Bohemoslov. 9, 553-558

BRAATEN, B.R., 1979

Bioenergetics - A review on methodology.
In: Finfish Nutrition and Fishfeed Technology, Vol.II,
pp. 461-505 (Eds. J.E. HALVER and K. TIEWS), Heenemann
Verlagsgesellschaft, Berlin und Hamburg

BRETT, J.R., 1962

Some considerations in the study of respiratory metabolism in fish, particularly salmon.
J. Fish Res. Board Can. 19, 1025-1038

BRETT, J.R., 1964

The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon.
J. Fish. Res. Board Can. 21, 1183-1226

BRETT, J.R., 1965

The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*).
J. Fish. Res. Board Can. 22, 1491-1501

BRETT, J.R., 1970a

Fish - The energy cost of living.
In: Marine Aquiculture, pp. 37-51 (Ed. W.J. McNEIL),
Oregon State Univ. Press, Corvallis

BRETT, J.R., 1970b

3. Temperature 3.3. Animals 3.3.2. Fishes
In: Marine Ecology, Vol.I, pp. 515-560 (Ed. O. KINNE),
Wiley Interscience, New York

BRETT, J.R., 1972

The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmon, and a comparison with other vertebrates.
Resp. Physiol. 14, 151-170

BRETT, J.R., 1973

Energy expenditure of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, during sustained performance.
J. Fish. Res. Board Can. 30, 1799-1809

BRETT, J.R., 1976

Scope for metabolism and growth of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, and some related energetics.
J. Fish. Res. Board Can. 33, 307-313

BRETT, J.R., 1985

Correction in use of oxy-calorific equivalent.
Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42, 1326-1327

BRETT, J.R. and N.R. GLASS, 1973

Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon, (*Oncorhynchus nerka*), in relation to size and temperature.
J. Fish. Res. Board Can. 30, 379-387

BRETT, J.R. and T.D.D. GROVES, 1979

Physiological energetics.

In: Fish Physiology, Vol. VIII, pp. 279-352 (Eds. W.S. HOAR, D.J. RANDALL and J.R. BRETT), Academic Press, New York and London

BRETT, J.R. and C.A. ZALA, 1975

Daily pattern of nitrogen excretion and oxygen consumption of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under controlled conditions.

J. Fish. Res. Board Can. 32, 2479-2486

BRETT, J.R., J.E. SHELBOURN and C.T. SHOOP, 1969

Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size.

J. Fish. Res. Board Can. 26, 2363-2394

BROCKSEN, R.W., 1966

Influence of competition on the food consumption and production of animals in laboratory stream communities. M.S. Thesis, Oregon State Univ., Corvallis

BROCKSEN, R.W. and J.P. BUGGE, 1974

Preliminary investigations on the influence of temperature on food assimilation by rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson.

J. Fish Biol. 6, 93-97

BRODY, S., 1945

Bioenergetics and Growth.

Reinhold Publishing Corporation, New York

BROWN, M.E., 1946a

The growth of brown trout (*Salmo trutta* Linn.). II. The growth of two-year-old trout at a constant temperature of 11,5°C.

J. exp. Biol. 22, 130-144

BROWN, M.E., 1946b

The growth of brown trout (*Salmo trutta* Linn.). III. The effect of temperature on the growth of two-year-old trout.

J. exp. Biol. 22, 145-155

BROWN, M.E., 1957

The Physiology of Fishes, Vol. I.
Academic Press, New York

CAREY, F.G., J.M. TEAL, J.W. KANWISHER and K.D. LAWSON, 1971

Warm-bodied fish.

Am. Zool. 11, 137-145

CAULTON, M.S., 1978

The effect of temperature and mass on routine metabolism in *Sarotherodon* (*Tilapia*) *mossambicus* (Peters).
J. Fish Biol. 13, 195-201

CHAN, D.K.O. and N.Y.S. WOO, 1978

Effect of hypophysectomy on the chemical composition and intermediary metabolism of the Japanese eel, *Anguilla japonica*.
Gen. Comp. Endocrinol. 35, 169-178

CHANG, V.M. and D.R. IDLER, 1960

Biochemical studies on sockeye salmon during spawning migration - Liver glycogen.
Can. J. Biochem. Physiol. 38, 553-558

CHO, C.Y. and S.J. SLINGER, 1980

Effect of water temperature on energy utilization in rainbow trout (*Salmo gairdneri*).
In: Energy Metabolism, pp. 287-291 (Ed. L.E. MOUNT), Butterworths, London

CHO, C.Y., H.S. BAYLEY and S.J. SLINGER, 1976

Energy metabolism in growing rainbow trout: partition of dietary energy in high fat diets.
In: Energy Metabolism of Farm Animals, pp. 299-302 (Ed. M. VERMOREL), Bussac, Clermont-Ferrand

CHO, C.Y., S.J. SLINGER and H.S. BAYLEY, 1982

Bioenergetics of salmonid fishes: Energy intake, expenditure and productivity.
Comp. Biochem. Physiol. 73B, 25-41

COWEY, C.B., 1975

Aspects of protein utilization by fish.
Proc. Nutr. Soc. 34, 57-63

COWEY, C.B., 1979

Protein and amino acid requirements of finfish.
In: Finfish Nutrition and Fishfeed Technology, Vol. I, pp. 3-16 (Eds. J.E. HALVER and K. TIEWS), Heenemann Verlagsgesellschaft, Berlin und Hamburg

COWEY, C.B., 1980

Protein metabolism in fish.
In: Protein Deposition in Animals, pp. 271-288 (Eds. P.J. BUTTERY and D.B. LINDSAY), Butterworths, London and Boston

CRAIG, J.F., 1977

The body composition of adult perch, *Perca fluviatilis* L., in Windermere, with reference to seasonal changes and reproduction.
J. Anim. Ecol. 46, 617-632

CRAIG, J.F., M.J. KENLEY and J.F. TALLING, 1978

Comparative estimations of the energy content of fish tissue from bomb calorimetry, wet oxidation and proximate analysis.

Freshwater Biology 8, 585-590

CREACH, Y., 1972

Le jeûne expérimental chez la carpe: métabolisme azote et équilibre hydrominéral.

Diss. rer. nat., Univ. Paul Sabatier, Toulouse

CREACH, Y. and A. SERFATY, 1965

La protéolyse chez la Carpe commune (*Cyprinus carpio* L.) au cours du jeûne: importance et localisation.

C. r. Soc. Biol. (Paris) 159, 483-486

CREACH, Y. and A. SERFATY, 1974

Le jeûne et la réalimentation chez la Carpe (*Cyprinus carpio* L.).

J. Physiol., Paris, 68, 245-260

DANDY, J.W.T., 1970

Activity response to oxygen in the brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill).

Can. J. Zool. 48, 1067-1072

DANIEL, C. and F.S. WOOD, 1971

Fitting Equations to Data.

Wiley-Interscience, New York and London

DAVE, G., M.L. JOHANSSON-SJÖBECK, A. LARSSON, K. LEWANDER and U. LIDMAN, 1975

Metabolic and haematological effects of starvation in the European eel. I. Carbohydrate, lipid, protein and inorganic ion metabolism.

Comp. Biochem. Physiol. 52A, 423-430

DAVIES, P.M.C. and S.M. MASSEY, 1977

Energy conversion efficiency in fish: The influence of food intake and temperature on K-lines at rations close to maintenance.

J. Comp. Physiol. 114, 191-202

DELONG, D.C., J.E. HALVER and E.T. MERTZ, 1958

Nutrition of salmonoid fishes. VI. Protein requirements of chinook salmon at two water temperatures.

J. Nutr. 65, 589-599

DENTON, J.E. and M.K. YOUSEF, 1976

Body composition and organ weights of rainbow trout, *Salmo gairdneri*.

J. Fish Biol. 8, 489-499

DICKSON, I.W. and R.H. KRAMER, 1971

Factors influencing scope for activity and active and standard metabolism of rainbow trout (*Salmo gairdneri*).

J. Fish. Res. Board Can. 28, 587-596

DIXON, W.J., 1985

BMDP Statistical Software.

Univ. of California Press, Berkeley, Los Angeles and London

DRAPER, N.R. and H. SMITH, 1966

Applied Regression Analysis.

Wiley-Interscience, New York and London

DUONG, N.T., 1974

Auswirkungen innerer und äußerer Faktoren auf den Glukose- und Laktatgehalt des Blutes von Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) und Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri* R.).
Diss. sc. agr., Humboldt-Universität, Berlin

DUTHIE, G.G., 1981

The respiratory metabolism of temperature-adapted flatfish at rest and during swimming activity and the use of anaerobic metabolism at moderate swimming speeds.

J. exp. Biol. 97, 359-373

ECKHARDT, O., 1981

Untersuchungen zum Protein- und Energiebedarf junger wachsender Spiegelkarpfen (*Cyprinus carpio* L.)

Diss. sc. agr., Georg-August-Universität, Göttingen

EDWARDS, D.J., 1978

Salmon and Trout Farming in Norway.

Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey

EGE, R. and A. KROGH, 1914

On the relation between the temperature and the respiratory exchange in fishes.

Int. Rev. Hydrobiol. 7, 48-55

EGUSA, S., 1958

On the oxygen consumption of the pond-cultured eel, *Anguilla japonica*.

Jap. J. Ichthyol. 7, 49-56

ELLIOTT, J.M., 1975a

The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on maximum rations.

J. Anim. Ecol. 44, 805-821

ELLIOTT, J.M., 1975b

The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on reduced rations.

J. Anim. Ecol. 44, 823-842

ELLIOTT, J.M., 1976a

Body composition of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to temperature and ration size.

J. Anim. Ecol. 45, 273-289

ELLIOTT, J.M., 1976b

Energy losses in the waste products of brown trout (*Salmo trutta* L.).

J. Anim. Ecol. 45, 561-580

ELLIOTT, J.M., 1976c

The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size.

J. Anim. Ecol. 45, 923-948

ELLIOTT, J.M., 1979

Energetics of freshwater teleosts.

In: Fish Phenology: anabolic adaptiveness in teleosts, pp. 29-61 (Ed. P.J. MILLER), Academic Press, London

ELLIOTT, J.M., 1981

Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts.

In: Stress and Fish, pp. 209-245 (Ed. A.D. PICKERING), Academic Press, London

ES, A.J.H. van, 1972

Maintenance.

In: Handbuch der Tierernährung, Bd.2, S. 1-54 (Hrsg. W. LENKEIT, K. BREIREM und E.CRASEMANN), Paul Parey Verlag, Hamburg und Berlin

EVANS, R.M., F.C. PURDIE and C.P. HICKMAN, Jr., 1962

The effect of temperature and photoperiod on the respiratory metabolism of rainbow trout (*Salmo gairdneri*).

Can. J. Zool. 40, 107-118

FARMER, G.J. and F.W.H. BEAMISH, 1969

Oxygen consumption of *Tilapia nilotica* in relation to swimming speed and salinity.

J. Fish. Res. Board Can. 26, 2807-2821

FAUCONNEAU, B. and P. SAGLIO, 1984

Protein-bound and free amino acid content in the skin mucus of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.).

Comp. Biochem. Physiol. 77B, 513-516

FLETCHER, T.C., R. JONES and L. REID, 1976

Identification of glycoproteins in goblet cells of epidermis and gill in plaice (*Pleuronectes platessa* L.), flounder (*Platichthys flesus* L.), and rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson).

Histochem. J. 8, 597-608

FLÖRKE, M., G. KEIZ und G. WANGORSCH, 1954

Über die Temperatur- Stoffwechsel- Relation und die Wärmeresistenz einiger Süßwasserfische und des Flußkrebsses.

Z. Fischerei N.F. 3, 241-310

FORSTER, R.P. and L. GOLDSTEIN, 1969

Formation of Excretory Products.

In: Fish Physiology, Vol. I, pp. 313-350 (Eds. W.S. HOAR and D.J. RANDALL), Academic Press, New York and London

FREDENBURGH, D., 1970

The potential weight loss of rainbow trout as a result of starvation.

Progr. Fish Cult. 31, 172-173

FROM, J. and G. RASMUSSEN, 1984

A growth model, gastric evacuation, and body composition in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, 1836.

Dana 3, 61-139

FROMM, P.O., 1963

Studies on renal and extra-renal excretion in a freshwater teleost, *Salmo gairdneri*.

Comp. Biochem. Physiol. 10, 121-128

FROMM, P.O. and J.R. GILLETTE, 1968

Effect of ambient ammonia on blood ammonia and nitrogen excretion of rainbow trout (*Salmo gairdneri*).

Comp. Biochem. Physiol. 26, 887-896

FRY, F.E.J., 1947

Effects of the environment on animal activity.

Univ. of Toronto Studies, Biol. Series No. 65, Publications of the Ontario Fisheries Research Lab. No. 68, The Univ. of Toronto Press

FRY, F.E.J., 1957

The aquatic respiration of fish.

In: The Physiology of Fishes, Vol. I, pp. 1-63 (Ed. M.E. BROWN), Academic Press, New York

FRY, F.E.J., 1971

The effect of environmental factors on the physiology of fish.

In: Fish Physiology, Vol. VI, pp. 1-98 (Eds. W.S. HOAR and D.J. RANDALL), Academic Press, New York

FRY, F.E.J. and J.S. HART, 1948

The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish.

Biol. Bull. 94, 66-77

GARRE, D., 1977

Ein Beitrag zum Hungerumsatz von Forellen.

Diplomarbeit, Institut für Tierphysiologie und Tierernährung, Universität Göttingen

GERKING, S.D., 1955a

Influence of rate of feeding on body composition and protein metabolism of bluegill sunfish.

Physiol. Zoöl. 28, 267-282

GERKING, S.D., 1955b

Endogenous nitrogen excretion of bluegill sunfish.
Physiol. Zool. 28, 283-289

GERKING, S.D., 1971

Influence of rate of feeding and body weight on protein metabolism of bluegill sunfish.
Physiol. Zool. 44, 9-19

GIRIN, M. and Y. HARACHE, 1979

L'élevage des poissons en eau de mer: nouveaux résultats Français en matière de recherche et de développement.
In: Advances in Aquaculture, pp. 173-179 (Eds. T.V.R. PILLAY and W.A. DILL), Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey, Great Britain

GLASS, N.R., 1968

The effect of time of food deprivation on the routine oxygen consumption of largemouth black bass (*Micropterus salmoides*).
Ecology 49, 340-343

GLASS, N.R., 1969

Discussion of calculation of power function with special reference to respiratory metabolism in fish.
J. Fish. Res. Board Can. 26, 2643-2650

GOLDSTEIN, L. and R.P. FORSTER, 1970

Nitrogen metabolism in fishes.
In: Comparative Biochemistry of Nitrogen Metabolism. 2. The Vertebrates, pp. 495-518 (Ed. J.W. CAMPBELL), Academic Press, New York and London

GRAHAM, J.M., 1949

Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis*.
Canad. J. Res. D27, 270-288

GROOT, S.J. de and A. SCHUYF, 1967

A new method of recording the swimming activity of flat-fishes.
Experientia 23, 1-6

GROPP, J., 1979

Standard fish husbandry designs of experiments and their evaluation.
In: Finfish Nutrition and Fishfeed Technology, Vol. II, pp. 445-453 (Eds. J.E. HALVER and K. TIEWS), Heenemann Verlagsgesellschaft, Berlin und Hamburg

GROPP, J., 1982

Ernährung von Süßwasserfischen in Intensivhaltung.
In: Zucht und Produktion von Süßwasserfischen, S.65-86 (Hrsg. M. BOHL), BLV Verlagsgesellschaft München

GROPP, J., 1986

Grundlagen und Konzepte zur Forellenernährung.
Lohmann Information, Juli/August 1986, 1-15

GROVES, T.D.D., 1970

Body composition changes during growth in young sockeye
(*Oncorhynchus nerka*) in fresh water.

J. Fish. Res. Board Can. 27, 929-942

GUERIN-ANCEY, O., 1976a

Etude expérimentale de l'excrétion azotée du bar (*Dicentrarchus labrax*) en cours de croissance. I. Effets de la température et du poids sur l'excrétion d'ammoniac et d'urée.

Aquaculture 9, 71-80

GUERIN-ANCEY, O., 1976b

Etude expérimentale de l'excrétion azotée du bar (*Dicentrarchus labrax*) en cours de croissance. II. Effets du jeûne sur l'excrétion d'ammoniac et d'urée.

Aquaculture 9, 187-195

GUERIN-ANCEY, O., 1976c

Etude expérimentale de l'excrétion azotée du bar (*Dicentrarchus labrax*) en cours de croissance. III. Effets du volume et de la concentration initiale en ammoniac sur l'excrétion d'ammoniac et d'urée.

Aquaculture 9, 253-258

GUERIN-ANCEY, O. 1976d

Etude expérimentale de l'excrétion azotée du bar (*Dicentrarchus labrax*) en cours de croissance. IV. Effets de la manipulation et du MS-222 Sandoz sur l'excrétion d'ammoniac et d'urée.

Aquaculture 9, 367-372

HAMPSON, B.L., 1976

Ammonia concentration in relation to ammonia toxicity during a rainbow trout rearing experiment in a closed freshwater-seawater system.

Aquaculture 9, 61-70

HARRIS, J. and S. HUNT, 1973

Epithelial mucins of the atlantic salmon (*Salmo salar* L.).

Trans. Biochem. 1, 153-155

HARRIS, J.E., A. WATSON and S. HUNT, 1973

Histochemical analysis of mucous cells in the epidermis of brown trout, *Salmo trutta* L.

J. Fish Biol. 5, 345-351

HARTLEY, H.O., 1961

The modified Gauss-Newton method for fitting of non-linear regression functions by least-squares.

Technometrics 3, 269-280

HASHIMOTO, H. and J. YOSHIMURA, 1977

Chemical composition of glycoproteins and glycopeptides.
Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 43, 1319-1325

HEMMINGSEN, A.M., 1960

Energy metabolism as related to body size and respiratory surface, and its evolution.
Rep. Steno Mem. Hosp. 9, 1-110

HICKMAN, C.P., Jr., 1959

The osmoregulatory role of the thyroid gland in the starry flounder, *Platichthys stellatus*.
Can. J. Zool. 37, 997-1060

HILLABY, B.A. and D.J. RANDALL, 1979

Acute ammonia toxicity and ammonia excretion in rainbow trout (*Salmo gairdneri*).
J. Fish. Res. Board Can. 36, 621-629

HILTON, J.W., 1982

The effect of pre-fasting diet and water temperature on liver glycogen and liver weight in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, during fasting.
J. Fish Biol. 20, 69-78

HOGENDOORN, H., 1983

Growth and production of the African catfish, *Clarias lazera* (C. & V.). III. Bioenergetic relations of body weight and feeding level.
Aquaculture 35, 1-17

HOGENDOORN, H., J.A.J. JANSEN, W.J. KOOPS, M.A.M. MACHIELS, P.H. van EWIJK and J.P. van HEES, 1983

Growth and production of the African catfish, *Clarias lazera* (C. & V.). II. Effects of body weight, temperature and feeding level in intensive tank culture.
Aquaculture 34, 265-285

HOLETON, G.F., 1974

Metabolic cold adaptation of polar fish: Fact or artefact?
Physiol. Zoöl. 47, 137-152

HUGHES, G.M., 1981

Effects of low oxygen and pollution on the respiratory systems of fish.
In: Stress and Fish, pp. 123-146 (Ed. A.D. PICKERING), Academic Press, London

HUISMAN, E.A., 1972

Mathematische Parameter insbesondere von Sauerstoff und Temperatur in Bezug auf die Fütterung.
Münchener Beitr. Abwasser, Fischerei- und Flußbiol. 23, 137-146

HUISMAN, E.A., 1974

Optimalisierung van de groei bij de karper (*Cyprinus carpio* L.).
Diss. Landbouwwetenschappen, Wageningen

HUISMAN, E.A., 1976

Food conversion efficiencies at maintenance and production levels for carp, *Cyprinus carpio* L., and rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson.
Aquaculture 9, 259-273

HUXLEY, J.S., 1932

Problems of relative growth.
Methuen, London

IDLER, D.R. and W.A. CLEMENS, 1959

The energy expenditure of Fraser River salmon during the spawning migration of Chilko and Stuart Lakes.
Int. Pac. Salmon. Fish. Comm. Prog. Rep. 6, 1-80

INCE, B.W. and A. THORPE, 1976

The effects of starvation and force-feeding on the metabolism of the Northern pike, *Esox lucius* L..
J. Fish Biol. 8, 79-88

INFANTE, O., 1974

Untersuchungen über die Stickstoffexkretion junger Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) im Hunger und bei Fütterung.
Arch. Hydrobiol. Suppl. 47, 239-281

INUI, Y. and Y. OHSHIMA, 1966

Effect of starvation on metabolism and chemical composition of eels.
Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 32, 492-501

IVLEVA, I.V., 1973

Quantitative correlation of temperature and respiratory rate in poikilothermic animals.
Pol. Arch. Hydrobiol. 20, 283-300

IWATA, K., 1970

Relationship between food and growth in young crucian carps, *Carassius auratus cuvieri*, as determined by the nitrogen balance.
Jap. J. Limnol. 31, 129-151

JACOBS, D., E.F. ESMOND, E.L. MELISKY and C.H. HOCUTT, 1981

Morphological changes in gill epithelia of heat-stressed rainbow trout, *Salmo gairdneri*: evidence in support of a temperature-induced surface area change hypothesis.
Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38, 16-22

JENNRICH, R. and P. SAMPSON, 1968

Application of stepwise regression to nonlinear estimation.
Technometrics 10, 63-72

JEZIERSKA, B., 1974

The effect of various type of food on the growth and chemical composition of the body of perch (*Perca fluviatilis* L.) in laboratory conditions.
Pol. Arch. Hydrobiol. 21, 467-479

JEZIERSKA, B., J.R. HAZEL and S.D. GERKING, 1982

Lipid mobilization during starvation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, with attention to fatty acids.
J. Fish Biol. 21, 681-692

JOB, S.V., 1955

The oxygen consumption of *Salvelinus fontinalis*.
Univ. Toronto Biol. Ser. No. 61, Publ. Ontario Fish. Res. Lab. No. 73

JOBLING, M., 1980

Effects of starvation on proximate chemical composition and energy utilization of plaice, *Pleuronectes platessa* L.
J. Fish Biol. 17, 325-334

JOBLING, M., 1981

Some effects of temperature, feeding and body weight on nitrogenous excretion in young plaice, *Pleuronectes platessa* L.
J. Fish Biol. 18, 87-96

JOHNSTON, I.A., 1981

Quantitative analysis of muscle breakdown during starvation in the marine flatfish *Pleuronectes platessa*.
Cell. Tissue Res. 214, 369-386

JOHNSTON, I.A. and G. GOLDSPIK, 1973

Some effects of prolonged starvation on the metabolism of the red and white myotomal muscle of the plaice, *Pleuronectes platessa*.
Mar. Biol. 19, 348-353

JONAS, R.E.E. and E. BILINSKI, 1965

Ketone bodies in the blood of salmonid fishes.
J. Fish. Res. Board Can. 22, 891-898

JONES, D.R. and D.J. RANDALL, 1978

The respiratory and circulatory systems during exercise. In: Fish Physiology, Vol. VII, pp. 425-501 (Eds. W.S. HOAR and D.J. RANDALL), Academic Press, New York and London

JÜRSS, K., 1978a

Die Wirkungen von Pyridoxinmangel und Hunger auf Aminotransferase-Aktivitäten in der Leber und im Muskel der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*).
Zool. Jb. Physiol. 82, 141-149

JÜRSS, K., 1978b

Der Einfluß der Ernährung auf die Temperaturadaptation der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri* Richardson).
Zool. Jb. Physiol. 82, 530-537

JÜRSS, K. und B. NICOLAI, 1976

Biochemische Veränderungen in Leber und Muskel der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*) bei Hunger.
Zool. Jb. Physiol. 80, 101-109

KAMLER, E., 1972

Respiration of carp in relation to body size and temperature.
Pol. Arch. Hydrobiol. 19, 325-331

KAMLER, E., 1976

Variability of respiration and body composition during early developmental stages of carp.
Pol. Arch. Hydrobiol. 23, 431-485

KANUNGO, M.S. and C.L. PROSSER, 1959

Physiological and biochemical adaptation of goldfish to cold and warm temperatures. I. Standard and active oxygen consumption of cold- and warm-acclimated goldfish at various temperatures.
J. Cell. Comp. Physiol. 54, 259-263

KAUSCH, H., 1968

Der Einfluß der Spontanaktivität auf die Stoffwechselrate junger Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) im Hunger und bei Fütterung.
Arch. Hydrobiol. Suppl. 33, 263-330

KAUSCH, H., 1972

Stoffwechsel und Ernährung der Fische.
In: Handbuch der Tierernährung, Bd. II, S. 690-738 (Hrsg. W. LENKEIT und K. BREIREM), Paul Parey Verlag, Hamburg und Berlin

KAUSHIK, S.J., 1980

Influence of nutritional status on the daily patterns of nitrogen excretion in the carp (*Cyprinus carpio* L.) and the rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.).
Reprod. Nutr. Dévelop. 20, 1751-1765

KAUSHIK, S. and P. LUQUET, 1977a

Endogenous nitrogen loss from the muscle of rainbow trout starved in fresh water and sea water.
Ann. hydrobiol. 8, 129-134

KAUSHIK, S. and P. LUQUET, 1977b

Study of free amino acids in rainbow trout in relation to salinity changes. I. Blood free amino acids during starvation.
Ann. hydrobiol. 8, 135-144

KAUSHIK, S.J. and P. LUQUET, 1984

Relationship between protein intake and voluntary energy intake as affected by body weight with an estimation of maintenance needs in rainbow trout.

Z. Tierphysiol. Tierernährg. und Futtermittelkd. 51, 57-69

KAUSHIK, S.J., B. FAUCONNEAU and J.M. BLANC, 1984

A study of nitrogen excretion and oxygen consumption in five half-sib families of rainbow trout.

Reprod. Nutr. Dévelop. 24, 431-438

KAWATSU, H., 1966

Studies on the anemia of fish. I. Anemia of rainbow trout caused by starvation.

Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., Tokyo 15, 167-173

KAWATSU, H., 1974

Studies on the anemia of fish. VI. Further note on the anemia caused by starvation in rainbow trout.

Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., Tokyo 24, 89-94

KAYSER, C. and A. HEUSNER, 1964

Étude comparative du métabolisme énergétique dans la série animale.

J. Physiol., Paris, 56, 489-524

KELSO, J.R.M., 1972

Conversion, maintenance, and assimilation for walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*, as affected by size, diet and temperature.

J. Fish. Res. Board Can. 29, 1181-1192

KERMACK, K.A. and J.B.S. HALDANE, 1950

Organic correlation and allometry.

Biometrika 37, 30-41

KIELANOWSKI, J., 1969

Protein requirements of growing animals.

In: Handbuch der Tierernährung, Bd. II., S. 528-546

(Hrsg. W. LENKEIT und K. BREIREM), Paul Parey Verlag, Hamburg und Berlin

KLEIBER, M., 1932

Body size and metabolism.

Hilgardia 6, 315-353

KLEIBER, M., 1947

Body size and metabolic rate.

Physiol. Rev. 27, 511-541

KLEIBER, M., 1965

Metabolic body size.

In: Energy Metabolism, pp. 427-435 (Ed. K.L. BLAXTER), Academic Press, London and New York

KLEIBER, M., 1967

Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier.
Paul Parey Verlag, Hamburg und Berlin

KÖRTING, W., 1976

Der Ammoniakgehalt im Wasser und sein Einfluß auf den Fisch.

In: Fisch und Umwelt, Bd. 2, S. 111-114 (Hrsg. H.H. REICHENBACH-KLINKE), Fischer Verlag Stuttgart

KROGH, A., 1914

The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals.

Intern. Z. physik. chem. Biol. 1, 491-508

KRÜGER, F., 1963

Versuch einer mathematischen Analyse der "Normalkurve" von Krogh.

Helgol. wiss. Meeresunters. 8, 333-356

KRÜGER, F., 1964

Neuere mathematische Formulierungen der biologischen Temperaturfunktion und des Wachstums.

Helgol. wiss. Meeresunters. 9, 108-124

KRÜGER, F., 1966

Zur mathematischen Struktur der lebenden Substanz, dargestellt am Problem der biologischen Temperatur- und Wachstums-Funktion.

Helgol. wiss. Meeresunters. 14, 302-325

KRÜGER, H.M., J.B. SADDLER, G.A. CHAPMAN, I.J. TINSLEY and R.R. LOWRY, 1968

Bioenergetics, exercise and fatty acids of fish.

Am. Zoologist 8, 119-129

KUTTY, M.N., 1968a

Respiratory quotient in goldfish and rainbow trout.

J. Fish. Res. Board Can. 25, 1680-1728

KUTTY, M.N., 1968b

Influence of ambient oxygen on the swimming performance of goldfish and rainbow trout.

Can. J. Zool. 46, 647-653

KUTTY, M.N., 1972

Respiratory quotient and ammonia excretion in *Tilapia mossambica*.

Mar. Biol. 16, 126-133

LANDLESS, P.J., 1976

Acclimation of rainbow trout to seawater.

Aquaculture 7, 173-179

LARSSON, A. and K. LEWANDER, 1973

Metabolic effects of starvation in the eel, *Anguilla anguilla* L..

Comp. Biochem. Physiol. 44A, 367-374

LAVROVSKIJ, V., 1977

Bestimmung der optimalen Besatzdichte nach der Sauerstoffbilanz.

Rybovodstvo irybolovstvo, Moskva 20, 5-7

(Ref. in Z. Binnenfischerei DDR 24, 285-288)

LEE, D.J. and G.B. PUTNAM, 1973

The response of rainbow trout to varying protein/energy ratios in a test diet.

J. Nutr. 103, 916-922

LEGER, C., 1981

Effect d'un jeûne prolongé sur la composition en lipides et en acides gras de la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri*.

Aquaculture 25, 195-206

LEWIS, R.W., 1970

Fish cutaneous mucus: A new source of skin surface lipids.

Lipids 5, 947-949

LI, H.W. and R.W. BROCKSEN, 1977

Approaches to the analysis of energetic costs of intra-specific competition for space by rainbow trout (*Salmo gairdneri*).

J. Fish Biol. 11, 329-341

LOUGHNA, P.T. and G. GOLDSPIK, 1984

The effects of starvation upon protein turnover in red and white myotomal muscle of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson.

J. Fish Biol. 25, 223-230

LOVE, R.M., 1970

The chemical Biology of Fishes, Vol. I.

Academic Press, New York and London

LOVE, R.M., 1980

The chemical Biology of Fishes, Vol. II.

Academic Press, New York and London

LUKOWICZ, M. von, 1981

Umwelt- und Lebensansprüche der Fische.

Der Tierzüchter 4, 170-172

MacLEOD, M.G., 1977

Effects of salinity on fasted rainbow trout, *Salmo gairdneri*.

Mar. Biol. 43, 103-107

MAETZ, J. and F.G. ROMEU, 1964

The mechanism of sodium and chloride uptake by the gills of a fresh-water fish, *Carassius auratus*. II. Evidence for $\text{NH}_4^+/\text{Na}^+$ and $\text{HCO}_3^-/\text{Cl}^-$ exchanges.
J. Gen. Physiol. 47, 1209-1227

MANN, H., 1968

Der Einfluß der Ernährung auf den Sauerstoffverbrauch von Forellen.
Arch. FischWiss. 19, 131-133

MARQUARDT, D., 1963

An algorithm for least-squares estimation of nonlinear parameters.
JSIAM 11, 431-441

MERTZ, E.T., 1969

Amino acid and protein requirements of fish.
In: Fish in Research, pp. 233-244 (Eds. O.W. NEUHAUS and J.E. HALVER), Academic Press, New York and London

MERTZ, E.T., 1972

The protein and amino acid needs.
In: Fish Nutrition, pp. 105-143 (Ed. J.E. HALVER), Academic Press, New York and London

MOON, T.W. and I.A. JOHNSTON, 1980

Starvation and the activities of glycolytic and gluconeogenic enzymes in skeletal muscles and liver of the plaice, *Pleuronectes platessa*.
J. Comp. Physiol. 136, 31-38

MORGULIS, S., 1918

Studies on the nutrition of fish.
J. Biol. Chem. 36, 391-413

MORRIS, R.W., 1967

High respiratory quotients of two species of bony fishes.
Physiol. Zool. 40, 409-423

MOSS, D.D. and D.C. SCOTT, 1961

Dissolved-oxygen requirements of three species of fish.
Trans. Am. Fish. Soc. 90, 377-393

MÜLLER, R., 1976

Untersuchungen über die Körpertemperatur von Süßwasserfischen.
Arch. FischWiss. 27, Beih. 2, 1-28

MUIR, B.S., G.J. NELSON and K.W. BRIDGES, 1965

A method for measuring swimming speed in oxygen consumption studies on the aholehole *Kuhlia sandvicensis*.
Trans. Am. Fish. Soc. 94, 378-382

MUNZ, F.W. and W.N. MCFARLAND, 1964

Regulatory function of a primitive vertebrate kidney.
Comp. Biochem. Physiol. 13, 381-400

NAGAI, M. and S. IKEDA, 1971

Carbohydrate Metabolism in Fish. I. Effects of starvation and dietary composition on the blood glucose level and the hepatopancreatic glycogen and lipid contents in carp.

Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 37, 404-409

NAG FORTAN, 1984

Library Manual, Mark 11.

Numerical Algorithms Group, Oxford and Downers Grove

NIGHTINGALE, J.W., 1974

Bioenergetic responses of nitrogen metabolism and respiration to various temperatures and feeding intervals in Donaldson strain rainbow trout.

Ph. D. Thesis, Univ. of Washington, Seattle

NIIMI, A.J., 1972

Changes in the proximate body composition of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) with starvation.

Can. J. Zool. 50, 815-819

NIIMI, A.J. and F.W.H. BEAMISH, 1974

Bioenergetics and growth of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in relation to body weight and temperature.

Can. J. Zool. 52, 447-456

NIJKAMP, H.J., J.H. van ES and E.A. HUISMAN, 1974

Retention of nitrogen, fat, ash carbon and energy in growing chickens and carp.

In: Energy Metabolism of Farm Animals, pp. 277-280 (Eds. K.H. MENKE, H.-J. LANTZSCH and J.R. REICHL), EAAP-Publ. No. 14, Dokumentationsstelle Hohenheim

NOSE, T., 1961

Determination of nutritive value of food protein on fish. I. On the determination of food protein utilization by carcass analysis.

Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., Tokyo 11, 29-42

NOSE, T., 1967

On the metabolic fecal nitrogen in young rainbow trout.

Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., Tokyo 17, 97-106

NOSE, T., 1971

Determination of nutritive value of food protein in fish. III. Nutritive value of casein, white fish meal and soybean meal in rainbow trout fingerlings.

Bull. Freshwater Fish. Res. Lab., Tokyo 21, 85-98

- NOSE, T. and J.E. HALVER, 1981**
Bioenergetics and nutrition of fish.
In: Nutrition in Health and Disease and International Development, pp. 939-943 (Eds. A.E. HARPER and G.K. DAVIS), Alan R. Liss, Inc., New York
- OGINO, C., 1980**
Protein requirements of carp and rainbow trout.
Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 46, 385-388
- OGINO, C. and M.-S. CHEN, 1973**
Protein nutrition in fish: V. Relation between biological value of dietary proteins and their utilization in carp.
Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 39, 955-959
- OGINO, C., J. KAKINO and M.-S. CHEN, 1973**
Protein nutrition in fish: II. Determination of metabolic fecal nitrogen and endogenous nitrogen excretion of carp.
Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 39, 519-523
- OGINO, C., H. KAWASAKI and H. NANRI, 1980**
Method for the determination of nitrogen retained in the fish body by the carcass analysis.
Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 46, 105-108
- OLSON, K.R. and P.O. FROMM, 1971**
Excretion of urea by two teleosts exposed to different concentrations of ambient ammonia.
Comp. Biochem. Physiol. 40A, 999-1007
- PALOHEIMO, J.E. and L.M. DICKIE, 1965**
Food and growth of fishes. I. A growth curve derived from experimental data.
J. Fish. Res. Board Can. 22, 521-542
- PALOHEIMO, J.E., and L.M. DICKIE, 1966a**
Food and growth of fishes. II. Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body weight.
J. Fish. Res. Board Can. 23, 869-908
- PALOHEIMO, J.E. and L.M. DICKIE, 1966b**
Food and growth of fishes. III. Relations among food, body size, and growth efficiency.
J. Fish. Res. Board Can. 23, 1209-1248
- PARKER, R.R. and W.E. VANSTONE, 1966**
Changes in chemical composition of central British Columbia pink salmon during early sealife.
J. Fish. Res. Board Can. 23, 1353-1384

PATTERSON, S., I.A. GOLDSPIK and G. GOLDSPIK, 1974

The effect of starvation on the chemical composition of red and white muscles in the plaice (*Pleuronectes platessa*).

Experientia, 30, 892-894

PAULSON, L.J., 1980

Models of ammonia excretion in brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*).

Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37, 1421-1425

PAYAN, P. and A.J. MATTY, 1975

The characteristics of ammonia excretion by a perfused isolated head of trout (*Salmo gairdneri*): effect of temperature and CO₂-free Ringer.

J. Comp. Physiol. 96, 167-184

PENTELOW, F.T.K., 1939

The relation between growth and food consumption in the brown trout (*Salmo trutta*).

J. exp. Biol. 16, 446-473

PEQUIN, L. and A. SERFATY, 1963

L'excrétion ammoniacale chez un téléostéen dulcicole: *Cyprinus carpio* L.

Comp. Biochem. Physiol. 10A, 315-324

PETERSON, R.H. and J.M. ANDERSON, 1969

Influence of temperature change on spontaneous locomotor activity and oxygen consumption of Atlantic salmon, *Salmo salar*, acclimated to two temperatures.

J. Fish. Res. Board Can. 26, 93-109

PETRY, H., 1970

Verfahren und Vorrichtung zur Bewegungsmessung von Tieren mit Hilfe von induzierten Spannungen.

DBP Nr. 2013 898 vom 23.3.1970

PETRY, H., 1977

Verfahren und Vorrichtung zur Registrierung der Bewegungsaktivität von Tieren auf optisch-optoelektronischer Grundlage.

Pat.anmeldung P 2728 894.4 vom 27.6.1977

PETRY, H., 1982

Kritische Betrachtungen zum Problem "Energieumsatz und Körpergröße" bei Tieren.

Zbl. Vet. Med. A 29, 353-364

PFEFFER, E., 1978

Energy and protein requirements in trout and carp.

In: Proceedings of the Zodiac Symposium in Adaptation
Centre for Agricultural Publishing and Documentation,
Wageningen, pp. 122-126

PFEFFER, E. and A. PIEPER, 1979

Application of the factorial approach for deriving nutrient requirements of growing fish.
In: Finfish Nutrition and Fishfeed Technology, Vol.II, pp. 545-553 (Eds. J.E. HALVER and K. TIEWS), Heenemann Verlagsgesellschaft, Berlin und Hamburg

PFEFFER, E. und V. POTTHAST, 1977

Untersuchungen über den Ansatz von Energie, Protein und mineralischen Mengenelementen bei wachsenden Regenbogenforellen.
Fortschr. Tierphysiol. Tierernährg. 8, 32-55

PFEFFER, E., A. PIEPER, J. MATTHIESEN und CH. MESKE, 1977

Untersuchungen zum Hungerumsatz von Karpfen.
Fortschr. Tierphysiol. Tierernährg. 8, 7-18

PHILLIPS, A.M., Jr., F.E. LOVELACE, D.R. BROCKWAY and G.C. BALZER, Jr., 1952

The effects of dissolved glucose, metabolic products and starvation on the blood sugar of brook trout.
Fish. Res. Bull. 16, 11-21

PHILLIPS, A.M., Jr, F.E. LOVELACE, D.R. BROCKWAY and G.C. BALZER, Jr., 1953

Effect of long periods of starvation upon brook and rainbow trout.
Fish. Res. Bull. 17, 19-23

PHILLIPS, A.M., Jr., D.L. LIVINGSTON and R.F. DUMAS, 1960

Effect of starvation and feeding on the chemical composition of brook trout.
Progr. Fish Cult. 22, 147-154

PIEPER, A., 1977

Untersuchungen über die Verwertung einiger Kohlenhydrate durch Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri* Richardson).
Diss. sc. agr., Georg-August-Universität, Göttingen

PIEPER, A. and E. PFEFFER, 1979

Carbohydrates as possible sources of dietary energy for rainbow trout.
In: Finfish Nutrition and Fishfeed Technology, Vol.I, pp. 209-219 (Eds. J.E. HALVER and K. TIEWS), Heenemann Verlagsgesellschaft, Berlin und Hamburg

PORA, E.A. and O. PRECUP, 1958

Relation entre le volume d'eau ambient et l'excrétion azotée chez quelques poissons dulcicoles.
J. Physiol., Paris, 50, 459-462

POST, G., W.E. SHANKS and R.R. SMITH, 1965

A method for collecting metabolic excretions from fish.
Progr. Fish Cult. 27, 108-111

RAO, G.M.M., 1968

Oxygen consumption of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in relation to activity and salinity.
Can. J. Zool. 46, 781-786

RAO, G.M.M., 1969

Effect of activity, salinity, and temperature on plasma concentration of rainbow trout.
Can. J. Zool. 47, 131-134

RAO, G.M.M., 1971

Influence of activity and salinity on the weight-dependent oxygen consumption of the rainbow trout, *Salmo gairdneri*.
Mar. Biol. 8, 205-212

REFSTIE, T. and E. AUSTRENG, 1981

Carbohydrate in rainbow trout diets. III. Growth and chemical composition of fish from different families fed four levels of carbohydrate in the diet.
Aquaculture 25, 35-49

REINTZ, G., 1983

Relative effect of age, diet, and feeding rate on the body composition of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*).
Aquaculture 35, 19-27

REINITZ, G.L. and F.N. HITZEL, 1980

Formulation of practical diets for rainbow trout based on desired performance and body composition.
Aquaculture 19, 243-252

REINTZ, G.L., L.E. ORME, C.A. LEMM and F.N. HITZEL, 1978

Influence of varying lipid concentrations with two protein concentrations in diets for rainbow trout (*Salmo gairdneri*).
Trans. Am. Fish. Soc. 107, 751-754

REINITZ, G.L., L.E. ORME and F.N. HITZEL, 1979

Variations of body composition and growth among strains of rainbow trout.
Trans. Am. Fish. Soc. 108, 204-207

RICKER, W.E., 1973

Linear regression in fishery research.
J. Fish. Res. Board Can. 30, 409-434

RICKER, W.E., 1979

Growth rates and models.
In: Fish Physiology, Vol. VIII, pp. 677-743 (Eds. W.S. HOAR and D.J. RANDALL), Academic Press, New York and London

ROGERS, S.C. and A.H. WEATHERLEY, 1983

The use of opercular muscle electromyograms as an indicator of the metabolic costs of fish activity in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, as determined by radiotelemetry.
J. Fish Biol. 23, 535-547

ROMEU, F.G. and R. MOTAIS, 1966

Mise en évidence d'échanges $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ chez l'anguille d'eau douce.
Comp. Biochem. Physiol. 17, 1201-1204

ROTTIERS, D.V. and R.M. TUCKER, 1982

Proximate composition and caloric content of eight Lake Michigan fishes.
Techn. Papers U.S. Fish and Wildlife Service No. 108.82

RUBNER, M., 1902

Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung.
Verlag Franz Deuticke, Leipzig und Wien

RYCHLY, J., 1980

Nitrogen balance in trout. II. Nitrogen excretion and retention after feeding diets with varying protein and carbohydrate levels.
Aquaculture 20, 343-350

RYCHLY, J. und H.-L. KREUTZMANN, 1976

Eine Methode zur Bestimmung der Stickstoffexkretion bei Fischen.
Z. Binnenfischerei DDR 23, 265-268

RYCHLY, J. and B.A. MARINA, 1977

The ammonia excretion of trout during a 24-hour-period.
Aquaculture 11, 173-178

SACHS, L., 1984

Angewandte Statistik, 6. Auflage.
Springer Verlag, Berlin und New York

SAUNDERS, R.L., 1963

Respiration of the atlantic cod.
J. Fish. Res. Board Can. 20, 373-386

SAVITZ, J., 1969

Effects of temperature and body weight on endogenous nitrogen excretion in the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*).
J. Fish. Res. Board Can. 26, 1813-1821

SAVITZ, J., 1971a

Nitrogen excretion and protein consumption of the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*).
J. Fish. Res. Board Can. 28, 449-451

SAVITZ, J., 1971b

Effects of starvation on body protein utilization of bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus* Rafinesque) with a calculation of caloric requirements.
Trans. Am. Fish. Soc. 100, 18-21

SAVITZ, J., E. ALBANESE, M.J. EVINGER and P. KOLASINSKI, 1977

Effect of ration level on nitrogen excretion, nitrogen retention and efficiency of nitrogen utilization for growth in largemouth bass (*Micropterus salmoides*).
J. Fish Biol. 11, 185-192

SCHMEING-ENGBERDING, F., 1953

Die Vorzugstemperaturen einiger Knochenfische und ihre physiologische Bedeutung.
Z. Fischerei N.F. 2, 125-155

SCHWALB-BÜHLING, A., 1982

Stoffwechselphysiologische Untersuchungen an Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri* Rich.) unter besonderer Berücksichtigung der Ausnutzung von Futterenergie.
Diss. rer. nat., Univ. Hamburg

SCHWALB-BÜHLING, A. und J. GROPP, 1982

Zur Berechnung der umsetzbaren Proteinenergie bei urothelen und amniothelen Tieren.
Zbl. Vet. Med. A, 29, 402-404

SCHWARZ, F.J. und M. KIRCHGEßNER, 1984

Untersuchungen zum energetischen Erhaltungsbedarf des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.).
Z. Tierphysiol., Tierernährg. u. Futtermittelkde. 52, 46-55

SCHWARZ, F.J. und M. KIRCHGEßNER, 1985

Nährstoff- und Energieverluste hungernder Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). 3. Mitteilung: Zum Einfluß der Protein- und Energieversorgung vor dem Futterentzug.
Bayer. Landw. Jahrbuch, 62, 49-54

SCHWARZ, F.J., M. KIRCHGEßNER und M.H. ZEITLER, 1984a

Nährstoff- und Energieverluste hungernder Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). 1. Mitteilung: Zum Einfluß der Dauer des Futterentzuges bei unterschiedlichen Lebendgewichten.
Bayer. Landw. Jahrbuch 61, 799-806

SCHWARZ, F.J., M. KIRCHGEßNER und J. MEHLER, 1984b

Nährstoff- und Energieverluste hungernder Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). 2. Mitteilung: Zum Einfluß der Wassertemperatur bei unterschiedlichen Lebendgewichten.
Bayer. Landw. Jahrbuch 61, 1094-1100

SCHWARZBACH, W., 1981

Untersuchungen zur Verdaubarkeit von Rohprotein und Futterenergie in Abhängigkeit von Wassertemperatur und Fütterungsniveau bei Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri* R.).

Diplomarbeit, Univ. Hamburg, Fachbereich Biologie

SHIMMA, Y., H. ICHIMURA and N. SHIBATA, 1976

Effects of starvation on body weight, lipid contents, and plasma constituents of maturing rainbow trout.

Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 42, 83-89

SIEBERT, G., A. SCHMITT und I. BOTTKE, 1964

Enzyme des Aminosäurenmetabolismus in der Muskulatur des Kabeljaus.

Arch. Fischwiss. 15, 233-244

SKREDE, A., A. KROGHDAHL and E. AUSTRENG, 1980

Digestibility of amino acids in raw fish flesh and meat-and-bone meal for the chicken, fox, mink and rainbow trout.

Z. Tierphysiol. Tierernährg. u. Futtermittelkd. 43, 92-101

SMIT, H., 1965

Some experiments on the oxygen consumption of goldfish (*Carassius auratus* L.) in relation to swimming speed.

Can. J. Zool. 43, 623-633

SMITH, H.W., 1929

The excretion of ammonia and urea by the gills of fish.

J. Biol. Chem. 81, 727-742

SMITH, H.W., 1935a

The metabolism of the lung-fish. I. General considerations of the fasting metabolism in active fish.

J. Cell. Comp. Physiol. 6, 43-67

SMITH, H.W., 1935b

The metabolism of the lung-fish. II. Effect of feeding meat on metabolic rate.

J. Cell. Comp. Physiol. 6, 335-349

SMITH, M.A.K. and A. THORPE, 1976

Nitrogen metabolism and trophic input in relation to growth in freshwater and saltwater *Salmo gairdneri*.

Biol. Bull. 150, 139-151

SMITH, R.R., 1971

A method for measuring digestibility and metabolizable energy of fish feeds.

Progr. Fish Cult. 33, 132-134

SMITH, R.R., 1976a

Metabolizable energy of feedstuffs for trout.

Feedstuffs 48, 16-21

SMITH, R.R., 1976b

Studies on the energy metabolism of cultured fish.
Ph. D. Thesis, Cornell Univ., Ithaca, New York

SMITH, R.R., G.L. RUMSEY and M.L. SCOTT, 1978a

Net energy maintenance requirements of salmonids as measured by direct calorimetry: Effect of body size and environmental temperature.
J. Nutr. 108, 1017-1024

SMITH, R.R., G.L. RUMSEY and M.L. SCOTT, 1978b

Heat increment associated with dietary protein, fat, carbohydrate and complete diets in salmonids: comparative energetic efficiency.
J. Nutr. 108, 1025-1032

SOLOMON, D.J. and A.E. BRAFIELD, 1972

The energetics of feeding, metabolism and growth of perch (*Perca fluviatilis* L.).
J. Anim. Ecol. 41, 699-718

SONDERMANN, U., K. BECKER und K.D. GÜNTHER, 1985

Untersuchungen zum oxienenergetischen Äquivalent beim Spiegelkarpfen (*Cyprinus carpio* L.) im Hunger.
Z. Tierphysiol., Tierernährg. u. Futtermittelkde. 54, 161-175

SPERBER, O., J., FROM and P. SPARRE, 1977

A method to estimate the growth rate of fishes, as a function of temperature and feeding level, applied to rainbow trout.
Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders. N.S. 7, 275-317

SPOOR, W.A., 1946

A quantitative study of the relationship between the activity and oxygen consumption of the goldfish, and its application to the measurement of respiratory metabolism in fishes.
Biol. Bull. 91, 312-325

STAPLES, D.J. and M. NOMURA, 1976

Influence of body size and food ration on the energy budget of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson.
J. Fish Biol. 9, 29-43

STAUFFER, G.D., 1973

A growth model for salmonids reared in hatchery environments.
Ph. D. Thesis, University of Washington, Seattle

STEFFENS, W., 1964

Die Überwinterung des Karpfens (*Cyprinus carpio*) als physiologisches Problem.
Z. Fischerei N.F. 12, 97-153

STEFFENS, W., 1974

Der Zeitpunkt des Eintritts der Geschlechtstreife bei Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri*) und seine wirtschaftliche Bedeutung.

Z. Binnenfischerei DDR 21, 267-270

STEFFENS, W., 1985

Grundlagen der Fischernährung.

VEB Gustav Fischer Verlag, Jena

STEVENS, E.D. and A.M. SUTTERLIN, 1976

Heat transfer between fish and ambient water.

J. exp. Biol. 65, 131-145

STICKNEY, R.R., T. MURAI and G.O. GIBBONS, 1972

Rearing channel catfish fingerlings under intensive culture conditions.

Progr. Fish Cult. 34, 100-102

STIRLING, H.P., 1976

Effects of experimental feeding and starvation on the proximate composition of the European bass, *Dicentrarchus labrax*.

Mar. Biol. 34, 85-91

STORER, J.H., 1967

Starvation and the effects of cortisol in the goldfish (*Carassius auratus* L.).

Comp. Biochem. Physiol. 20, 939-948

TATRAI, I., 1980

On the standard metabolism of bream (*Abramis brama* L.).

Aquacultura Hungarica (Szarvas) 2, 31-36

TATRAI, I., 1981

Diurnal pattern of the ammonia and urea excretion of feeding and starved bream, *Abramis brama* L..

Comp. Biochem. Physiol. 70A, 211-215

THILLART, G. van den, F. KESBEKE and A. van WAARDE, 1980

Anaerobic energy-metabolism of goldfish, *Carassius auratus* (L.).

J. Comp. Physiol. 136, 45-52

TUNISON, A.V., D.R. BROCKWAY, J.M. MAXWELL, A.L. DORR and C.M. MCCAY, 1942

Protein utilization by brook trout.

Fish. Res. Bull. 4, 24-52

URSIN, E., 1963

On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation.

Meddr. Danm. Fisk.- og Havunders. N.S. 4, 1-16

URSIN, E., 1967

A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration, and mortality.
J. Fish. Res. Board Can. 24, 2355-2453

URSIN, E., 1979

Principles of growth in fishes.
In: Stress and Fish, pp. 63-87 (Ed. A.D. PICKERING), Academic Press, London

UTNE, F., 1979

Standard methods and terminology in finfish nutrition.
In: Finfish Nutrition and Fishfeed Technology, Vol. II, pp. 437-445 (Eds. J.E. HALVER and K. TIEWS), Heenemann Verlagsgesellschaft, Berlin und Hamburg

VELLAS, F. and A. SERFATY, 1967

Sur l'excrétion uréique de la carpe (*Cyprinus carpio*).
Arch. Sci. Physiol. 21, 185-192

VELLAS, F. and A. SERFATY, 1974

L'ammoniaque et l'urée chez un téléostéen d'eau douce: la carpe (*Cyprinus carpio* L.).
J. Physiol., Paris, 68, 591-614

VELLAS, F., M. FLAVIN and Y. CREACH, 1970

L'urée chez quelques téléostéens d'eau douce.
Arch. Sci. Physiol. 24, 307-313

VENS-CAPPELL, B., 1983

Experimentelle Erprobung eines Konzeptes der linearen Optimierung von Trockenmischfutter für die Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri* Richardson) auf der Basis der verdaulichen Nährstoffe.
Diss. rer. nat., Univ. Hamburg

VOOYS, G.G.N. de, 1968

Formation and excretion of ammonia in teleostei. I. Excretion of ammonia through the gills.
Archs. Internat. Physiol. Biochem. 76, 268-272

WALTON, M.J. and C.B. COWEY, 1977

Aspects of ammoniogenesis in rainbow trout, *Salmo gairdneri*.
Comp. Biochem. Physiol. 57B, 143-149

WALTON, M.J. and C.B. COWEY, 1982

Aspects of intermediary metabolism in salmonid fish.
Comp. Biochem. Physiol. 73B, 59-79

WARREN, C.E. and G.E. DAVIS, 1967

Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish.
In: The Biological Basis of Freshwater Fish Production, pp. 175-214 (Ed. S.D. GERKING), Blackwell, Oxford

WEATHERLEY, A.H., 1972

Growth and Ecology of Fish Populations.
Academic Press, New York and London

WEATHERLEY, A.H. and H.S. GILL, 1981

Recovery growth following periods of restricted rations and starvation in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson.

J. Fish Biol. 18, 195-208

WEATHERLEY, A.H. and H.S. GILL, 1983

Protein, lipid, water and caloric contents of immature rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, growing at different rates.

J. Fish Biol. 23, 653-673

WEATHERLEY, A.H., S.C. ROGERS, D.G. PINCOCK and J.R. PATCH, 1982

Oxygen consumption of active rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, derived from electromyograms obtained by radiotelemetry.

J. Fish Biol. 20, 479-489

WEISSENSTEINER, J., 1981

Untersuchungen zur Beschaffenheit des Hautschleimes der Regenbogenforelle *Salmo gairdneri* Richardson.

Wiener Tierärztl. Monatsschrift 68, 453

WESSLER, E. and I. WERNER, 1957

On the chemical composition of some mucous substances of fish.

Acta. Chem. Scand. 11, 1240-1247

WILKINS, N.P., 1967

Starvation of the herring, *Clupea harengus* L.: survival and some gross biochemical changes.

Comp. Biochem. Physiol. 23, 503-518

WILLOUGHBY, H., 1968

A method for calculating carrying capacities of hatchery troughs and ponds.

Progr. Fish Cult. 30, 173-174

WINBERG, G.G., 1956

Rate of metabolism and food requirements of fishes.

Beloruss. State Univ. Minsk (Fish. Res. Board Can., Transl. Ser. No. 194, 1960)

WINBERG, G.G., 1961

New information on metabolic rate in fishes.

Vopr. Ikhtiol. 1, 157-165 (Fish. Res. Board Can., Transl. Ser. No. 362, 1961)

WINBERG, G.G. and L.E. KHARTOVA, 1953

Metabolic rate in young carp.

Dokl. Akad. Nauk. SSSR 89, 1119-1122

- WOHLSCHLAG, D.E. and R.O. JULIANO, 1959**
Seasonal changes in bluegill metabolism.
Limnol. Oceanogr. 4, 195-209
- WOLD, J.K. and R. SELSET, 1977**
Glycoproteins in the skin mucus of the char (*Salmo alpinus* L.).
Comp. Biochem. Physiol. 56B, 215-218
- WOOD, J.D., 1958**
Nitrogen excretion in some marine teleost.
Can. J. Biochem. Physiol. 36, 1237-1242
- WURTSBAUGH, W.A. and G.E. DAVIS, 1977**
Effects of temperature and ration level on the growth and food conversion efficiency of *Salmo gairdneri*, Richardson.
J. Fish Biol. 11, 87-98
- ZAMMIT, V.A. and E.A. NEWSHOLME, 1979**
Activities of enzymes of fat and ketone-body metabolism and effects of starvation on blood concentration of glucose and fat fuels in teleost and elasmobranch fish.
Biochem. J. 184, 313-322
- ZAR, J.H., 1968**
Calculation and miscalculation of the allometric equation as a model in biological data.
Bioscience 18, 1118-1120
- ZEISBERGER, E., 1961**
Die Abhängigkeit des Standardmetabolismus vom Gewicht der Fische.
Z. Fischerei N.F. 10, 203-219
- ZEITLER, M.H., M. KIRCHGESSNER and F.J. SCHWARZ, 1984**
Effects of different protein and energy supplies on carcass composition of carp (*Cyprinus carpio* L.).
Aquaculture 36, 37-48
- ZEITOUN, I.H., P.I. TACK, J.E. HALVER and D.E. ULLREY, 1973**
Influence of salinity on protein requirements of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) fingerlings.
J. Fish. Res. Board, Can. 30, 1867-1873
- ZEITOUN, I.H., D.E. ULLREY, J.E. HALVER, P.I. TACK and W.T. MAGEE, 1974**
Influence of salinity on protein requirements of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) smolts.
J. Fish. Res. Board Can. 31, 1145-1148
- ZEUTHEN, E., 1953**
Oxygen uptake as related to body size in organisms.
Quart. Rev. Biol. 28, 1-12
- ZEUTHEN, E., 1970**
Rate of living as related to body size in organisms.
Pol. Arch. Hydrobiol. 17, 21-30

Wasser- temp. [°C]	Lebend- masse [g]	Trockensub- stanzgehalt [% der T]		Protein- gehalt [% der T]		Fett- gehalt [% der T]		Energiegehalt [kJ (kcal)/g T]	
		VB	VE	VB	VE	VB	VE	VB	VE
a) Nach GARRE (1977) infolge einer 29-tägigen Hungerperiode									
14,5	658	29,73	29,78	61,8	60,4	30,6	32,1	25,0 (5,98)	26,2 (6,02)
14,5	430	28,98	27,52	62,2	65,0	28,7	25,1	24,1 (5,75)	24,1 (5,75)
14,5	319	28,09	28,31	62,4	62,8	28,5	27,7	24,6 (5,88)	23,0 (5,49)
14,5	211	27,23	25,56	64,4	66,8	26,2	20,1	23,7 (5,66)	22,3 (5,32)
14,5	62	22,26	22,11	71,8	76,6	14,0	9,5	21,1 (5,03)	21,0 (5,02)
14,5	30,5	23,61	22,40	65,5	74,2	18,6	10,5	21,8 (5,22)	20,4 (4,87)
b) Nach SCHWARZBACH (1981) infolge einer 28-tägigen Hungerperiode									
10,5	30,8	27,4	26,4	25,1	54,3	59,7	30,9	24,6	23,5
10,5	30,8	26,8	26,4	24,6	54,3	58,5	30,9	23,7	23,8
10,5	30,8	27,6	26,4	25,5	54,3	56,3	30,9	27,8	24,3
15,1	33,6	28,7	26,8	25,2	52,6	56,5	33,2	28,8	24,8
15,1	33,4	28,5	26,8	25,1	52,6	56,6	33,2	27,4	24,3
15,1	33,4	27,9	26,8	25,0	52,6	56,0	33,2	27,5	24,3
19,1	44,1	36,8	27,3	25,7	52,7	57,7	33,4	29,6	25,8
19,1	44,1	35,9	27,3	24,8	52,7	55,4	33,4	28,6	24,5
19,1	44,1	36,4	27,3	24,1	52,7	59,7	33,4	24,5	24,1

Fortsetzung Tabelle AI

Wasser- temp. [°C]	Lebend- masse [g]		Trockensub- stanzgehalt [% der T]		Protein- gehalt [% der T]		Fett- gehalt [% der T]		Energiegehalt [kJ (kcal)/g T]	
	VB	VE	VB	VE	VB	VE	VB	VE	VB	VE
c) Nach SCHWALB-BÜHLING (1982) infolge einer 28-tägigen Hungerperiode										
9,6	228,7	199,3	27,5	25,1	53,3	59,8	32,7	25,6	26,0 (6,202)	24,6 (5,890)
9,6	108,5	95,2	26,7	24,2	55,4	60,9	30,5	23,3	25,3 (6,056)	23,3 (5,576)
9,6	35,3	28,6	26,7	25,3	55,7	59,4	31,1	27,4	25,6 (6,109)	25,0 (5,978)
9,6	9,0	6,5	24,4	22,6	57,0	62,9	24,7	19,6	23,3 (5,572)	22,7 (5,413)
14,6	226,9	205,3	28,8	25,8	54,9	59,7	32,5	26,6	25,9 (6,179)	24,5 (5,864)
14,6	83,0	74,2	27,0	23,4	56,3	58,5	27,6	22,2	24,6 (5,887)	23,1 (5,515)
14,6	16,7	13,7	25,1	21,3	58,5	65,9	24,9	17,0	23,7 (5,672)	22,2 (5,303)
19,9	212,5	184,1	28,6	25,4	56,1	63,9	33,0	24,0	25,9 (6,183)	23,9 (5,711)
19,9	87,7	68,5	28,2	24,1	55,5	63,3	31,3	23,6	24,8 (5,935)	24,1 (5,755)
d) Nach HUISMAN (1976) und NOSE (1961) infolge einer 28-tägigen Hungerperiode										
15,0	65,5	58,3	26,65	24,75	65,05	68,80	28,08	22,78	6,055	5,737
17,0	6,2	4,4	22,90	21,10	63,13	66,88	23,4	17,0	-	-

Fortsetzung Tabelle A1

g) Nach FROM und RASMUSSEN (1984)							
Dauer [Tage]	Wasser- temp. [°C]	Lebendmasse [g]		Stickstoff- gehalt [mg/Fisch]		Energie- gehalt [kcal/Fisch]	
		VB	VE	VB	VE	VB	VE
29	5,0	16,8	15,9	363	323	23,8	18,6
34	5,0	24,9	23,2	599	547	35,0	30,2
34	5,0	33,4	31,4	817	776	49,4	40,8
34	5,0	64,1	61,9	1640	1583	95,9	86,6
15	10,0	16,0	15,3	355	339	25,6	23,0
17	10,6	34,9	32,6	868	806	44,6	32,4
17	10,7	43,5	41,0	1111	1017	48,7	43,0
17	10,7	59,0	56,5	1502	1408	70,5	60,3
14	15,0	15,1	13,2	386	324	16,3	12,3
14	15,0	59,7	55,3	1581	1511	83,7	68,1
14	15,0	19,8	17,4	502	431	23,7	17,2
19	15,8	98,4	93,6	2508	2374	161,3	143,7
19	15,8	29,1	27,3	697	583	41,9	30,4
10	20,0	54,7	51,5	1405	1285	75,8	66,2
10	20,0	63,4	58,8	1629	1509	90,0	80,7
10	20,0	83,9	79,0	2223	2065	123,3	110,6
10	20,0	99,2	93,9	2638	2490	146,7	132,8
6	19,5	31,2	29,3	-	-	43,3	39,0
12	19,5	32,7	30,4	-	-	39,0	32,7
6	21,5	27,2	25,0	-	-	37,5	32,0
12	22,1	31,9	29,5	-	-	38,1	31,3
6	22,8	27,6	25,6	-	-	37,1	32,3
12	24,4	32,0	28,6	-	-	38,2	29,3
7	24,5	28,9	26,9	-	-	39,7	30,7
7	24,6	28,8	27,3	-	-	38,7	31,2
7	24,6	29,1	26,9	-	-	37,9	32,4
7	24,9	29,5	27,0	-	-	41,3	32,2
7	24,9	29,6	27,4	-	-	38,5	33,5
7	25,0	29,0	26,7	-	-	38,6	32,6
7	25,1	28,6	26,2	-	-	40,8	32,1
7	25,1	29,8	27,3	-	-	41,0	32,9
7	25,2	28,8	26,4	-	-	37,2	31,4
7	25,3	29,2	27,3	-	-	39,4	33,2

Anm.: T = Trockensubstanz
LM = Lebendmasse

VB = Versuchsbeginn
VE = Versuchsende

Tabelle A2: TÄGLICHE VERLUSTE AN STICKSTOFF, ENERGIE UND N-KORRIGIERTER ENERGIE PRO FISCH

Fall-Nr.	Mittl. Lebend- [g]	Wasser-temp. [°C]	Stickstoff-verlust [mg/Fisch·Tag]	Energie-verlust [J/Fisch·Tag]	N-korr. Energie-verlust	Quelle ¹⁾
1	620,4	14,5	86,46	17467	15093	1
2	405,8	14,5	49,65	15938	14575	1
3	294,6	14,5	41,69	15025	13880	1
4	197,6	14,5	29,87	10624	9804	1
5	57,9	14,5	6,50	1759	1581	1
6	29,0	14,5	-	1095	1073	1
7	29,1	10,5	1,77	1604	1556	2
8	28,7	10,5	3,19	1772	1685	2
9	29,2	10,5	2,59	1268	1197	2
10	31,1	15,1	3,72	1859	1757	2
11	30,9	15,1	3,77	2008	1904	2
12	30,5	15,1	4,58	2163	2037	2
13	40,3	19,1	5,07	2649	2510	2
14	39,8	19,1	8,07	3303	3081	2
15	40,1	19,1	6,33	3543	3369	2
16	213,5	9,6	20,57	14252	13688	3
17	101,6	9,6	11,46	7014	6699	3
18	31,8	9,6	5,43	2134	1984	3
19	7,6	9,6	1,87	640	589	3
20	215,8	14,6	24,90	14097	13414	3
21	78,5	14,6	14,10	5422	5035	3
22	15,1	14,6	3,02	1240	1157	3
23	197,8	19,9	25,30	16351	15656	3
24	77,5	19,9	18,84	7765	7247	3
25	11,5	10,0	1,66	724	678	3
26	11,5	10,0	1,83	745	695	3
27	11,2	10,0	1,83	770	720	3
28	61,8	15,0	8,16	3424	3200	4
29	5,2	17,0	1,57	-	-	5
30	76,8	12,5	7,07	3145	2951	6
31	72,7	12,0	6,66	2615	2432	6
32	68,9	11,5	7,56	2641	2433	6
33	48,4	15,0	7,55	3262	3054	7
34	130,2	15,0	5,97	7081	6917	7
35	119,5	15,0	6,46	5061	4884	7
36	135,3	15,0	5,45	6321	6171	7
37	129,1	15,0	8,94	7634	7388	7
38	115,3	15,0	13,01	5592	5235	7

Fortsetzung Tabelle A2

Fall-Nr.	Mittl. Lebend- [g]	Wasser-temp. [°C]	Stickstoff-verlust [mg/Fisch.Tag]	Energie-verlust [J/Fisch.Tag]	N-korr. Energie-verlust	Quelle ¹⁾
39	96,0	15,8	7,05	3876	3682	8
40	28,2	15,8	6,00	2532	2368	8
41	14,1	15,0	4,43	1195	1074	8
42	57,5	15,0	5,00	4662	4525	8
43	18,6	15,0	5,07	1943	1803	8
44	15,6	10,0	1,07	725	696	8
45	33,7	10,6	3,65	3003	2903	8
46	42,2	10,7	5,53	1403	1251	8
47	57,7	10,7	5,53	2510	2350	8
48	53,1	20,0	12,00	4017	3687	8
49	61,1	20,0	12,00	3891	3562	8
50	81,4	20,0	15,80	5314	4880	8
51	96,5	20,0	14,80	5816	5409	8
52	30,2	19,5	-	2999	2826	8
53	31,5	19,5	-	2197	2019	8
54	26,1	21,5	-	3835	3655	8
55	30,7	22,1	-	2371	2157	8
56	26,6	22,8	-	3347	3144	8
57	30,3	24,4	-	3103	2846	8
58	27,9	24,5	-	5379	5135	8
59	28,0	24,6	-	4483	4235	8
60	28,0	24,6	-	3287	3040	8
61	28,2	24,9	-	5439	5183	8
62	28,5	24,9	-	2989	2731	8
63	27,8	25,0	-	3586	3331	8
64	27,4	25,1	-	5200	4945	8
65	28,5	25,1	-	4841	4579	8
66	27,6	25,2	-	3467	3208	8
67	28,2	25,3	-	3706	3440	8

- 1) Quelle
- 1 = GARRE (1977)
 - 2 = SCHWARZBACH (1981)
 - 3 = SCHWALB-BÜHLING (1982)
 - 4 = HUISMAN (1976)
 - 5 = NOSE (1961)
 - 6 = PFEFFER und POTTHAST (1977)
 - 7 = VENS-CAPPELL (1983)
 - 8 = FROM and RASMUSSEN (1984)

Herrn Prof. Dr. J. Gropp danke ich herzlich für die Überlassung des Themas, seine freundlich gewährte Unterstützung und die wertvollen Anregungen bei der Anfertigung dieser Arbeit.

Desweiteren danke ich der Bayerischen Akademie der Wissenschaften für die am Leibniz-Rechenzentrum zur Verfügung gestellten Rechenmöglichkeiten. Herrn Dr. Mitchelmore sowie Herrn Dr. Wiseman möchte ich für die Beratung bei der Auswertung der Daten meinen Dank aussprechen.

Mein besonderer Dank gilt auch dem Cusanuswerk, der Studienförderung der Deutschen Katholischen Bischöfe, welches durch ein Stipendium die Anfertigung dieser Arbeit unterstützt hat.

LEBENS LAUF

Franz Beck

- 20.03.1959 geboren in Ravensburg
Vater: Anton Beck
Mutter: Ida Beck, geb. Pfefferkorn
- 1966 - 1969 Grundschule in Zussdorf (Lkr. Ravensburg)
- 1969 - 1978 Gymnasium in Wilhelmsdorf (Lkr. Ravensburg)
- 03.05.1978 Abitur
- 1978 - 1979 Grundwehrdienst
- 1979 - 1983 Studium der Tiermedizin an der Ludwig-Maximilians-Universität München
- 1983 - 1984 Auslandsstudium am College of Veterinary Medicine der Kansas State University, Manhattan, Kansas, USA
- 1984 - 1985 Fortsetzung des Studiums an der Ludwig-Maximilians-Universität München
- 05.08.1985 Staatsexamen
- 31.01.1986 Approbation

